

FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 31. BAND

DER GANZEN REIHE 131. BAND

3. HEFT

MIT 38 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 3 TAFELN



Nachlass von Prof. N. Malta

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1937

Flora. N. F. Band 31

Heft 3

S. 263—368, Jena, 25. 5. 1937

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
DOSTÁL, R. und HOŠEK, M., Über den Einfluß von Heteroauxin auf die Morphogenese bei <i>Circaea</i> (das Sachsche Phänomen). Mit 8 Abbildungen im Text	263—286
SCHEERER, HANS, Experimentelle und zytologische Untersuchungen innerhalb der <i>Veronica</i> -Gruppe <i>Pentastepala</i> . Mit 22 Abbildungen im Text	287—323
STRUGGER, SIEGFRIED, Weitere Untersuchungen über die Vitalfärbung der Plastiden mit Rhodaminen. Mit 4 Abbildungen im Text und Tafel I	324—340
DRAWERT, HORST, Untersuchungen über die pH-Abhängigkeit der Plastidenfärbung mit Säurefuchsin und Toluidinblau in fixierten pflanzlichen Zellen. Mit 4 Abbildungen im Text	341—354
FUNK, GEORG, Über weißbunte Keimlinge von Esche (<i>Fraxinus excelsior</i> L.). Mit 2 Texttafeln	355—368

Die „Flora“ erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1937 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. C. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Außerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Neue Veröffentlichung

Die Rose als Objekt der Züchtung

Von

Dr. H. v. Rathlef

Wissenschaftlicher Leiter der Zentralstelle für Rosenforschung
des Vereins Deutscher Rosenfreunde

Mit 6 Abbildungen im Text und 1 Tabellenbeilage

(„Arbeiten der Zentralstelle für Rosenforschung in Sangerhausen“. Nr. 1)

82 S. gr.8° 1937 steif brosch. Rmk 4.50

Inhalt: I. Allgemeiner Teil. Was ist Züchtung? Die Typen der Zuchtverfahren. Grundgesetze und Methoden der Züchtung und Erläuterung der gebräuchlichen Fachausdrücke. Das Zuchtmaterial. Worin besteht eine Erbanlage und was ist ein Merkmal? Zelle und Zellkern. Die Chromosomen. Die Reduktionsteilung und die Chromosomenpaarung. Die Teilung der Körperzellen. Chromosomenverdoppelung und andere Veränderungen der Chromosomenzahl in den Chromosomensätzen. Formeinheit, nahe und entfernte Verwandtschaft. Was ist unter Heterosis zu verstehen? Fertil-steril, interfertil-steril. Die Pollenqualität. / II. Die Typen der Kombination von Formeinheiten und ihre Produkte bei der Rose. Kreuzung von Formen mit gleichwertigen Chromosomensätzen. Kreuzung von Formen mit ungleichwertigen Chromosomensätzen, aber gleicher Chromosomenzahl. Kreuzung von Formen mit ungleichwertigen Chromosomensätzen und verschiedener Chromosomenzahl. Sterile Kombinationen. Kreuzungen, in denen Formen mitwirken, deren männliche und weibliche Geschlechtszellen verschiedene Chromosomenzahl haben. / Namenverzeichnis. Literaturübersicht.

Über den Einfluß von Heteroauxin auf die Morphogenese bei *Circaea* (das Sachs'sche Phänomen).

Von R. Dostál und M. Hošek (Brünn).

Mit 8 Abbildungen im Text.

584

I. Einleitung.

Die vielseitige Wirkung des Heteroauxins, das bei bestimmter Konzentration die Sproßentwicklung hemmt und die Wurzelbildung begünstigt, berechtigt zur Annahme, daß sich durch diese Wachstumssteuerung auch die ungleiche morphogenetische Tätigkeit der Laubblätter beeinflussen läßt, wie sie das Sachs'sche Phänomen bedingt. Einer von uns (Dostál 1911) hat in dieser Zeitschrift Versuche über die Abhängigkeit der Gestaltung der Achseltriebe von ihren Stützblättern beschrieben. Je nach der Ursprungsregion der einknotigen Sproßstücke entwickelten sich entweder vegetative Speicherorgane oder Laubtriebe oder aber Blütentriebe, ohne Stützblätter hauptsächlich nur Laubtriebe.

Die Erklärung des Sachs'schen Phänomens steht noch aus. Es sind hierbei zwei Umstände von besonderem Interesse. Zunächst wie die ungleiche morphotische Tätigkeit der Blätter in den einzelnen Regionen am Muttersproß zustande kommt und wie sie sich auch bei der isolierten Kultur der einzelnen Sproßstücke dauernd erhält (Kappert 1934). Da sich an Sproßstücken mit verdunkelten Stützblättern nur Laubtriebe entwickeln, kommt es hier bei der Blütentrieb- und Ausläufer- bzw. Knöllchenbildung auf die Photosynthese an. Sachs hat 1892 den Grund für die ungleiche Morphogenese in den spezifischen Stoffen (Hormonen) vermutet, Goebel (1908) und Klebs (1909) in den ungleichen Konzentrationen der Baustoffe. Die Konzentrations-theorie von Klebs wird jüngst von Knodel (1936) zufolge eingehender chemischer Untersuchungen angezweifelt. Die Möglichkeit des Vorhandenseins der spezifischen organbildenden Stoffe beweist Němec (1930). Ungeachtet des bisher unbekannten Blütenstoffes kann hier nur der Versuch von Döposcheg-Uhlár (1911) über eine spezifische Substanz zur Knollenbildung angeführt werden. Fuchs (1926), der den

Versuch bei *Circaea* wiederholte, konnte das Wuchsenzym Doposcheg-Uhlárs nicht bestätigen. Versuche mit tierischen Sexualhormonen ergaben keine übereinstimmenden Erfolge und dürften nur durch Stimulierung des vegetativen Wachstums zur erhöhten Blütenbildung führen (Zollikofer 1936).

Da sich das Heteroauxin bei der Regulation des Streckungswachstums der Achselknospen einflußreich erwiesen hat (Thimann und Skoog 1933, Pleh 1936), war naheliegend, daß es sich in gleicher Weise bei der Gestaltung der Achseltriebe bewähren wird.

Material und Methodik. Zu den Versuchen wurden Pflanzen von *Circaea intermedia* verwendet, die im Garten im Halbschatten gezogen wurden und reichlich blühten. Von diesen wurden solche gewählt, an denen die Achselanlagen noch ganz klein waren. Mit den Versuchen wurde im Juli 1936 begonnen. Die Versuchsmethodik war die gleiche wie im Jahre 1911, d. h., die noch blatttragenden Teile der Hauptsprosse wurden in einknotige Abschnitte zerlegt und diese nach den in den einzelnen Versuchen beschriebenen Operationen in feuchten Sand eingesetzt. Die Kulturen befanden sich in Holzkästchen, welche mit Glasscheiben zugedeckt waren und diffusem Licht ausgesetzt wurden. Begossen wurde mit gewöhnlichem Wasserleitungswasser.

Wuchsstoffpaste wurde nach Laibach (1935) hergestellt und wenn nichts anderes angegeben ist, in einer Konzentration von 0,5% bezogen auf die Gesamtpaste verwendet, welche auf die mit Filtrierpapier abgetrockneten Schnittflächen aufgetragen wurde, während die Kontrollstücke mit Wasserpaste behandelt wurden. Nur in wenigen Versuchen wurden die Pastenanstriche nach angegebener Zeit erneuert. Sonst war es eine vorübergehende Beeinflussung der Knospen, die bereits eine Reaktion herbeiführte. Wässrige Lösungen von Heteroauxin wurden nicht benützt, da es sich hier um länger andauernde Versuche handelte. Bei der Beurteilung der Versuchsergebnisse wirken individuelle Unterschiede der Pflanzen störend. Es lassen sich die Ergebnisse an Hand der Beschreibung einiger typischer Versuche leichter vorführen, da die große individuelle Variation der Pflanzen die Durchschnitte nicht zuläßt.

II. Beschreibung der Versuche.

1. Der Einfluß auf die Knospen mit Stützblättern von der Achse aus.

a) Längsgeteilte Sproßstücke von der Blütenregion.

Bei der Beurteilung der Wirkung des Heteroauxins auf die isolierten Blattpaare aus der oberen Sproßregion, die bei normaler Kultur

im Sand Blütentriebe entwickeln, ist in Betracht zu ziehen, daß die winzig kleinen Achselknospen hier schon morphologisch determiniert sind, da sie, falls ihre Stützblätter nicht das Blütenmaterial produzieren, nur kurze Laubtriebe bilden, deren Weiterwachstum durch die Blütenanlagen begrenzt ist (Dostál 1911).

In einem Versuch vom 31. Juli wurden die Blattpaare längs halbiert und je eine Hälfte mit 0,25 % Heteroauxin- resp. mit Wasserpaste behandelt, und zwar so, daß die Pasten die obere Querschnittfläche und die Längsschnittfläche Knoten in dünner

der Achse bis über den Schicht bedeckten. An paste behandelten Hälften überwog im allgemeinen die Blatttriebentwicklung und nur an dem



Fig. 1. *Circaea intermedia*. Das apikale längsgeteilte Blattpaar, an der Achsenschnittfläche links mit 0,25 % Heteroauxinpaste: starker Laubtrieb und Wurzeln, rechts mit Wasserpaste: Ausläufer und Blüten (31. VII. bis 8. IX.).

obersten Sproßstück einer Pflanze waren ganz kleine Blütenanlagen sichtbar. Die Blätter waren an diesem Trieb verhältnismäßig groß: 13:12, 18:14, 4:2,5 mm (Länge zu Breite), von weicher Konsistenz, flach ausgebreitet. Damit stand eine starke Wurzelbildung am unteren Internodium dieses Sproßstückes im Zusammenhang (Fig. 1). Die Kontrollhälfte mit Wasserpaste zeigte zur gleichen Zeit, am 7. September, vier geöffnete Blüten an dem waagrecht gestellten Trieb und an seinem ersten Knoten einen 18 mm langen Ausläufer. Die Blätter waren hier nur 6:4, 5:3 mm groß, von zäherer Konsistenz, dunkler gefärbt und unregelmäßig gebogen. Das in der Reihenfolge nächste Blattpaar verhielt sich ähnlich. Das dritte Blattpaar von oben bildete schon den Übergang zur vegetativen Region, d. h. zu den Blattpaaren, die bei isolierter Kultur nur Ausläufer trieben. Der Achseltrieb der mit Wuchs-

stoffpaste behandelten Hälfte hatte Blätter: 6:4, 8:8, 15:10, 12:8, 3:2 mm, Internodien: 2,5, 36, 33, 5,5 mm, aber keine Blüten, der Achseltrieb der Wasserpastenhälfte hatte Blätter: 6:5, 8:6, 6:4 mm, Internodien: 12, 42, 13 mm und vier geöffnete Blüten. Je mehr sich die isolierten Blattpaare der Basis der Mutterpflanze näherten, desto stärker war die Hemmungswirkung des Wuchsstoffes auf die Triebstreckung, die sich besonders am ersten Internodium bemerkbar machte. Am Schluß des Versuches (10. November) zeigte der in Fig. 1 abgebildete Achseltrieb der Wuchsstoffhälfte noch ein Blattpaar 5:3 mm und zwei Blüten. Am ersten Knoten waren Ausläufer 63 und 90 mm lang mit Knöllchen 12:2, bzw. 5:1,5 mm (Länge zu Durchmesser) entwickelt. Die Kontrollhälfte zeigte nur einen Ausläufer 60 mm mit einem Knöllchen 8:1,5 mm, aber keine Wurzeln. Durch die Wuchsstoffpaste war somit die Knöllchenbildung, ebenso wie die Blatt- und Wurzelbildung stark gefördert. Es wurde hier als Beispiel eine Pflanze mit deutlicher Neigung zur Ausläuferbildung gewählt, die sich auch an dem obersten Blattpaar äußerte.

Apikale Teile anderer Pflanzen von anderer innerer Beschaffenheit bildeten ohne Wuchsstoffpaste auf der Schnittfläche der Achse typische nach oben gerichtete Blütenstände. Diese Exemplare verrieten dadurch in ihrer oberen Region eine reine Blüentriebnatur, die auch bei isolierter Kultur der Sproßstücke andere Entwicklungsmöglichkeiten der Achseltriebe unterdrückt hat. Bei diesem am 15. Juli angestellten Versuche wurde die 0,5% Heteroauxinpaste auf der einen Blattpaarhälfte auf die Schnittflächen der Achse, wie im vorigen Versuch, auf der anderen Hälfte auf die Blattoberfläche an der Spreitenbasis aufgetragen. Bereits nach 10 Tagen war eine starke Wachstumshemmung nur auf den Hälften mit dem Achsenanstrich zu bemerken. Hier waren die Knospen entweder geschlossen oder hatten nur ganz kleine Blätter im Gegensatz zu den sich stark streckenden Achseltrieben der entsprechenden Abschnitte mit dem Anstrich der Spreitenbasis. Die deutlichsten Größenunterschiede zeigten die drei obersten Blattpaare einer Pflanze (19. Aug.). Die Spreiten mit dem Wuchsstoffpastenanstrich an ihrer Basis waren zumeist abgestorben, während die Blätter der Gegenhälften mit dem Anstrich an den Achsenschnittflächen grün und erhalten waren. Die Wurzelbildung wurde nur auf diesen Hälften, durch die Wuchsstoffpaste an der Achse, gefördert.

An den obersten zwei Sproßstücken mit dem Achsenanstrich waren die Triebe sehr kurz, mit dichtgedrängten, entfaltungsunfähigen Blütenanlagen und kurzen, rotgefärbten, abwärtswachsenden Ausläufern. Am

dritten ebenso behandelten Sproßstück war der Achseltrieb bereits etwas größer und nach unten gebogen. Die Vergleichsstücke hatten Blütenstände mit kleinen Blättern und bis zu fünf geöffneten Blüten und mehreren Blütenknospen. Am 14. Sept. (Tag der Zeichnung der Fig. 2) war am obersten Sproßstück mit dem Achenanstrich das Stützblatt noch erhalten, der Achseltrieb selbst im ganzen nur 4 mm lang, er ist demnach nicht mehr weiter gewachsen, die Internodien 1,5, 0,5 mm, die Blätter 5:3, 4:2,5 mm, die seitlichen Ausläufer aus dem ersten Knoten 37, 28 mm lang, im Sande knollig angeschwollen, aus dem zweiten Knoten ein Ausläufer 15 mm lang, nur schwach abwärts geneigt und etwas

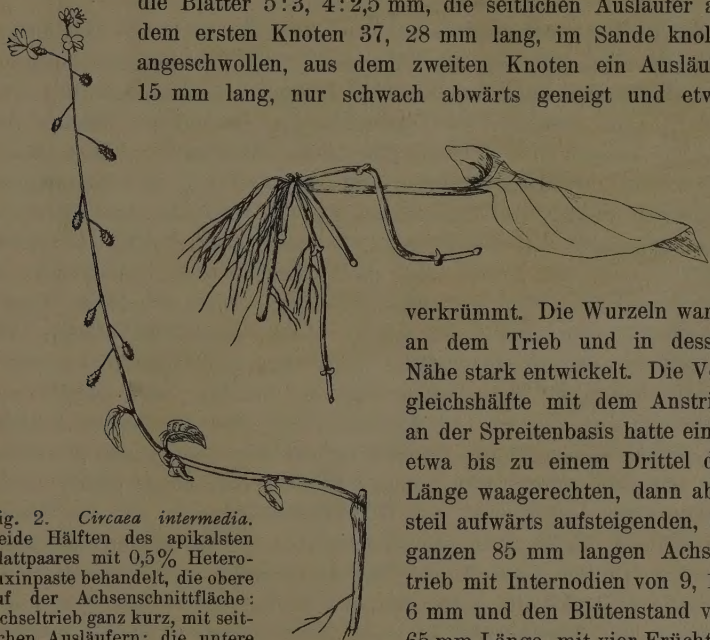


Fig. 2. *Circaea intermedia*. Beide Hälften des apikalsten Blattpaares mit 0,5% Heteroauxinpaste behandelt, die obere auf der Achsenschnittfläche: Achseltrieb ganz kurz, mit seitlichen Ausläufern; die untere auf der Oberseite der Spreitenbasis: blühend (15. VII. bis 8. IX.).

verkrümmt. Die Wurzeln waren an dem Trieb und in dessen Nähe stark entwickelt. Die Vergleichshälfte mit dem Anstrich an der Spreitenbasis hatte einen etwa bis zu einem Drittel der Länge waagerechten, dann aber steil aufwärts aufsteigenden, im ganzen 85 mm langen Achseltrieb mit Internodien von 9, 14, 6 mm und den Blütenstand von 65 mm Länge, mit vier Früchten und sechs offenen Blüten. Die Blätter hatten Ausmaße von

5:4, 8:4, 6:4,5 mm. Das Stützblatt war bereits abgestorben. Ausläufer waren überhaupt keine vorhanden. An den nächsten, unteren ungleich behandelten Sproßstücken waren die Gestaltungsunterschiede je nach der Stufe immer weniger ausgeprägt, doch überwogen die Blüten an den Hälften mit dem Spreitenanstrich und die Ausläufer an denen mit dem Achsenanstrich. Die zwei untersten Blattpaare von derselben Mutterpflanze bildeten auf beiden Hälften nur Ausläufer von beinahe gleicher Länge, z. B. am zweiten von unten an der Hälfte mit dem Achsenanstrich 116 mm, an der mit dem Spreitenanstrich 106 mm.

Aus derartigen Versuchsergebnissen kann man wohl folgern, daß die Heteroauxinpaste in den verwendeten Konzentrationen beim Achsenanstrich die Entfaltung der Blütenanlagen hemmt und je nach der inneren Beschaffenheit der Versuchspflanzen entweder die Laubtriebo- oder die Ausläuferbildung fördert. Im Zusammenhang damit tritt eine starke Wurzelbildung ein, entweder an dem unteren Internodium oder an dem im Wachstum stark gehemmten Achseltrieb.

b) Längsgeteilte Sproßstücke von der unteren Region.

Über die Wirkung des Wuchsstoffes auf die isolierten Blattpaare von den basalen Sproßregionen, die normal bei isolierter Kultur Ausläufer bilden, gab der im Vorhergehenden behandelte Versuch vom 17. Juli Aufschluß, in dem die eine Hälfte oben an der Achsenschnittfläche, die andere an der Spreitenbasis mit 0,5% Heteroauxinpaste bestrichen wurde. Am deutlichsten war der Erfolg an den alleruntersten Blattpaaren von drei Pflanzen, an denen die Achselknospen durch die Wuchsstoffpaste an der Achse im Wachstum völlig gehemmt wurden. Sie waren am 14. Sept. nur etwa 1,5 mm lang, blieben entweder immer geschlossen oder zeigten nur winzig kleine, abstehende Blätter. Die Stützblätter und in einem Falle sogar das ganze Sproßstück waren abgestorben. Zur Wurzelbildung kam es hier nur sehr spärlich, und zwar nur am unteren Internodium, nicht aber am Knoten. Diese Wachstumsbehinderung in Verbindung mit dem frühzeitigen Absterben der untersten Sproßstücke hängt mit der Erschöpfung dieser Sproßstücke unter dem Einfluß von Wuchsstoff zusammen, wie aus einigen am Schlusse dieses Abschnittes angeführten stofflichen Untersuchungen hervorgeht. Die Kontrollstücke mit dem Spreitenanstrich entwickelten normale Ausläufer, die später im Sand knollig anschwellen. Sie waren bei den drei Exemplaren: 48 (mit Seitenausläufern 53, 43 und 26), 80 (Seitenausläufer 72, knollig angeschwollen), 150 mm lang (dieser mit einem Endknöllchen). Der Heteroauxinpastenanstrich an der Spreitenbasis stört somit die normale Weiterentwicklung des isolierten Sproßstückes überhaupt nicht. Die nächsthöheren Blattpaare bildeten Ausläufer an beiden Versuchshälften. Dies gilt auch von den untersten benützten Blattpaaren anderer Mutterpflanzen, wahrscheinlich aus dem Grunde, weil das darunter liegende Blattpaar infolge beginnender Vergilbung der Spreiten in den Versuch nicht mehr einbezogen wurde. Die Knöllchenbildung war nach der am 15. Sept. vorgenommenen Messung an den Sproßhälften mit dem Spreitenanstrich bedeutender, während die Ausläufer an den Teilen mit dem Achsenanstrich auch

unter dem Sand noch dünn waren. Ausnahmen davon bildeten nur diejenigen Sproßstücke, an denen aus unbekannten Gründen die Stützblätter früher abstarben. Oft wird nämlich ein gewisser Zusammenhang zwischen der Verknollung der Ausläuferspitzen und dem Absterben der Stützblätter beobachtet, während das längere Erhalten der Stützblätter mit der Verspätung der Knöllchenbildung verknüpft erscheint.

Dies geht besonders aus den gegen Schluß der Vegetationsperiode angestellten Versuchen hervor, wo die Blattpaare aus allen Sproßregionen bei isolierter Kultur nur Ausläufer bilden. Z. B. in einem Versuche vom 24. Sept. wurden isolierte Blattpaare längsgeteilt und auf den Achsenschnitt der einen Hälfte Wuchsstoffpaste, auf den der anderen Hälfte Wasserpaste aufgetragen. Mit Ausnahme der Blätter an den basalsten Sproßstücken blieben alle Stützblätter an den mit Wuchsstoffpaste bestrichenen Stücken im Zusammenhange mit starker Wurzelbildung erhalten und gleichzeitig wurde auch die Verknollung der Ausläufertriebe verhindert. An fünf Blattpaaren einer Mutterpflanze waren am 30. Nov. die Trieb längen der mit Wuchsstoffpaste behandelten Abschnitte 4, 11, 11, 20, 5, die der mit Wasserpaste bestrichenen Sproßstücke 41, 45, 43, 35, 8 mm. An den mit Wuchsstoffpaste bestrichenen Hälften waren die Triebe, bis auf den vorletzten schwach angeschwellenen, ganz dünn, grünlich, die unteren Internodien der Sproßstücke stark bewurzelt, während von den Abschnitten mit Wasserpaste nur weißliche Ausläufer mit terminaler knolliger Anschwellung von etwa 8:2 mm (Länge zu Dicke) übrig blieben. Der Mangel an Knöllchenbildung bei den Sproßstücken mit Wuchsstoffpaste ist auf die stofflichen Verhältnisse zurückzuführen, die durch den künstlich zugeführten Wuchsstoff bedingt wurden. Um einen gewissen Aufschluß hierüber zu gewinnen, wurde der Reduktionswert in dem Versuchsmaterial nach der Behandlung mit den Pasten durch wiederholte Versuche im August und September bestimmt.

Am 15. Sept. wurden längshalbierte Blattpaare an den Achsenschnittflächen mit den Versuchspasten bestrichen. In der ersten Serie der Blattpaare wurden die apikalen Hälften der Blattspreiten bereits nach 2 Tagen und die Basalhälften und die Achsenstücke erst nach 7 Tagen auf den Reduktionswert geprüft, gleichzeitig mit den ganzen Blattspreiten und den Achsenstücken der zweiten Versuchsserie. Die nach Bertrand bestimmten Reduktionswerte, bezogen auf Glukose in Prozent des Frischgewichtes, sind aus der Tabelle 1 ersichtlich.

Tabelle 1. *Circaea intermedia*.

Versuchsmaterial Dauer	Halbierte Blätter						Ganze Blätter			Achsentile 7 Tage					
	Apikale Teile 2 Tage			Basale Teile 7 Tage			7 Tage			(Halbe Blätter)			(Ganze Blätter)		
Paste	Frg.	Rdw.	Dif. ‰	Frg.	Rdw.	Dif. ‰	Frg.	Rdw.	Dif. ‰	Frg.	Rdw.	Dif. ‰	Frg.	Rdw.	Dif. ‰
Wuchsstoff-	1,27	1,94	1	1,18	1,91	20	1,66	2,38	15	1,45	1,70	21	0,96	2,36	11
Wasser-	1,03	1,92		1,74	1,59		1,73	2,06		1,52	1,40		1,02	2,13	

Deutlicher ist das Verhalten der blattlosen basalen Sproßabschnitte, die bei isolierter Kultur dennoch schwache Triebe entwickeln, aber mit 0,5 % Heteroauxinpaste behandelt, in kurzer Zeit alle Reservestärke ohne jegliches Wachstum verbrauchen. Diese am 16. Sept. median halbierten Sproßstücke, mit Wuchsstoff- bzw. Wasserpaste behandelt, ergaben nach 8 Tagen der isolierten Kultur die in der Tabelle 2 angeführten Reduktionswerte.

Tabelle 2. *Circaea intermedia*.

Serie	I.			II.		
Paste	Frischgewicht	Reduktionswert	Differenz %	Frischgewicht	Reduktionswert	Differenz %
Wuchsstoff-	2,39	0,68	19	3,53	0,80	18
Wasser-	3,42	0,57		6,65	0,67	

Aus den Analysen kann man folgern, daß die unphysiologisch starken Wuchsstoffgaben bei *Circaea* zur Anreicherung von Reduktionszucker auf Kosten der dadurch beschleunigten Stärkehydrolyse führen. Die Folge davon ist das vollständige Erschöpfen der mit starker Heteroauxinpaste bestrichenen Sproßstücke, so daß diese in der Kultur vom 16. Sept. zum größten Teile von oben nach unten am 9. Okt. abgestorben waren, die restlichen waren fast stärkefrei, während die Kontrollstücke noch reichlich Reservestärke besonders im Perizykel und in der Umgebung des inneren Bastes enthielten.

c) Die Konzentration der Wuchsstoffpasten.

Um festzustellen, wie die Entwicklungsänderung der Triebe von der Wuchsstoffkonzentration abhängt, wurden längsgeteilte Blattpaare am 18. Juli mit ungleich starken Wuchsstoffpasten behandelt, und zwar 0,5 % gegen 0,25 %, 0,25 % gegen 0,125 %, 0,25 % gegen 0,05 %, 0,05 % gegen 0,02 %, 0,125 % gegen Wasserpaste und 0,05 % gegen

Wasserpaste. Nach 10 Tagen ließ sich bei der 0,05 % Wuchsstoffpaste gegen Wasserpaste keine Hemmung bemerken. Die Triebe waren sogar in einigen Fällen auf der Wuchsstoffpastenseite länger. Die Wuchsstoffpaste von 0,125 % zeigte eine deutliche Wachstumshemmung. Am 8. Sept. waren die Stützblätter auf den Sproßstücken mit 0,5 % Heteroauxinpaste noch gesund, auf den Gegenhälften mit 0,25 % von neun nur drei Stützblätter. Bei schwächeren Konzentrationen als 0,25 % waren sämtliche Stützblätter abgestorben. An den basalsten Blattpaaren war auch hier durch die 0,5 % Wuchsstoffpaste die Triebentwicklung völlig verhindert, während an den Vergleichshälften mit 0,25 % Ausläufer wuchsen. An höheren Sproßstücken waren die Ausläufer bei 0,5 % Wuchsstoffpaste am 1. Okt. nur dünn, während die der Sproßstücke mit 0,25 % am Ende knollig verdickt waren. In einem Falle waren die Stützblätter auf beiden Hälften erhalten und die Internodien gleich stark bewurzelt, und doch war der Ausläufer auf der Hälfte mit 0,5 % Wuchsstoffpaste 64 mm lang und dünn, auf der mit 0,25 % 94 mm lang und an seinem Ende 24 mm weit verdickt. Bei der Kombination von 0,25 % und 0,125 % waren die Unterschiede nicht mehr so regelmäßig. Im Vergleich zur Wasserpaste war aber auch die 0,125 % Wuchsstoffpaste morphotisch noch stark wirksam, denn es bildeten sich an den Hälften mit dieser Paste Ausläufer mit winzigen Blättern (am 1. Okt. 125, 185, 127 und 83 mm lang), während an den Kontrollhälften zunächst waagerechte, dann aber steil aufsteigende Triebe von 57, 58, 27 und 23 mm Länge sich entwickelten. Bei Konzentrationen von 0,05 % und 0,125 % Wuchsstoffpaste war im Vergleich zur Wasserpaste die Wurzelbildung nicht stärker. Die 0,05 % Heteroauxinpaste hemmt nicht, genau so wie die Wasserpaste, die Bildung der Blütentriebe.

d) Sproßstücke ohne Längsteilung der Achse.

Der Einfluß der Pasten wurde auch bei nicht halbierten Blattpaaren geprüft, zunächst so, daß diese abwechselnd in der Reihenfolge an der Mutterpflanze mit 0,5 % Heteroauxin- und mit Wasserpaste auf der oberen Schnittfläche am 4. Aug. bestrichen wurden. Die Pastenanstriche wurden dann am 13. Aug. wiederholt. Zumeist bildeten sich hier nur abwärts geneigte Ausläufer, die im Sande zu Knöllchen answollen. Das erste Internodium an jedem dieser Triebe war an den basalen und mittleren, mit Wuchsstoffpaste behandelten Blattpaaren kürzer als an den mit Wasserpaste bestrichenen; an den apikalen war dies nicht der Fall. An letzteren entfalteten sich Blüten, ohne Rücksicht auf die Art der Anstriche. Eine stärkere Knöllchenbildung, die

am 1. Okt. an den Wuchsstoffblattpaaren festzustellen war, ließ sich auf die stärkere Bewurzelung und auf die längere Lebensdauer der Stützblätter zurückführen. Von je 16 Stützblättern blieben an den Blattpaaren mit Wuchsstoff 11, an den mit Wasserpaste bloß 1 erhalten.

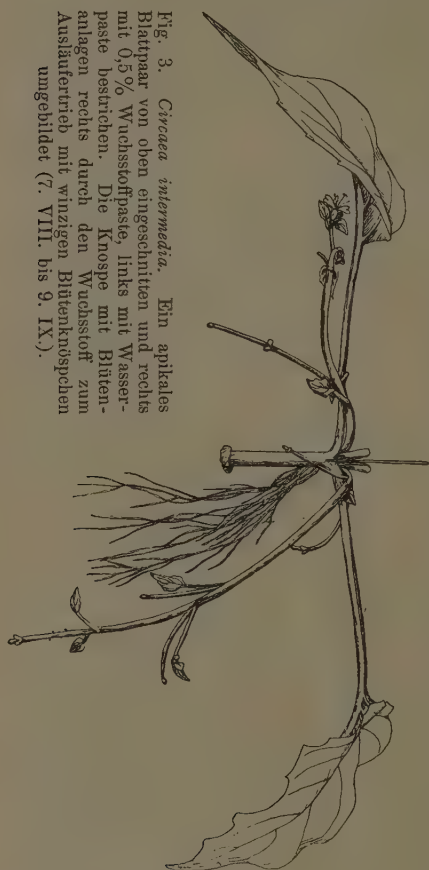


Fig. 3. *Circaea intermedia*. Ein apikales Blattpaar von oben eingeschnitten und rechts mit 0,5% Wuchsstoffpaste, links mit Wasserpaste bestrichen. Die Knospe mit Blütenanlagen rechts durch den Wuchsstoff zum Ausläufertrieb mit winzigen Blütenknospen umgebildet (7. VII. bis 9. IX.).

Um die Wirkung der Pastenanstriche an nicht halbierten Blattpaaren zu steigern, wurden unterhalb der Knoten Ringelschnitte vorgenommen und an diesen der gleiche Pastenanstrich angebracht, wie an den oberen Querschnittflächen. Das Hauptergebnis dieser Versuchsanordnung war die auffallend lange Lebensdauer der Stützblätter, besonders an den mit Wuchsstoffpaste behandelten Blattpaaren, dann eine eigenartige Triebmetamorphose an den apikalen Blattpaaren mit Wuchsstoffpastenanstrich. Bei diesen konnten die Blütenanlagen das fortsetzende Wachstum der Ausläufer, die sich hier unter dem Einfluß des Heteroauxins statt Blüentrieben bildeten, nicht behindern, so daß diese zerstreute, winzig kleine Blütenknospen trugen. Es bildeten sich sogar Knöllchen mit weit voneinandergerückten Schuppenblättern, auf die dann solche mit normaler Blattstellung folgten. Bei anderen apikalen Blattpaaren mit Hetero-

auxinpaste streckten sich die Axillare nicht merklich, sondern es entwickelten sich an diesen seitlich zahlreiche Ausläufer.

Besser zu vergleichen war der Einfluß der Wuchsstoffpaste auf die Triebgestaltung, wenn das obere Internodium etwa 5 mm tief unter den Knoten gespalten wurde, in den Spalt ein Deckglas eingeklemmt

und auf die eine Seite von diesem 0,5% Heteroauxinpaste, auf die andere Wasserpaste aufgetragen wurde. An den basalsten Blattpaaren war das Streckungswachstum der Achselknospen durch die Heteroauxinpaste gehemmt, die Achseltriebe entwickelten sich nur auf der Seite der Wasserpaste weiter, obzwar die Stützblätter hier früher abstarben. An den apikalen Blattpaaren bildeten sich unter der Wasserpaste Blütentriebe, unter der Wuchsstoffpaste Ausläufer mit seitlichen, verkümmerten Blütenknospen (Fig. 3).

Im Anschluß an diese Versuche soll auch das Verhalten der Sproßstücke angeführt werden, an welchen die Pasten statt apikal basal angebracht wurden. Die isolierten Sproßstücke wurden in den feuchten Sand invers eingesetzt. Aus dem Vergleich mit dem Verhalten der normal eingesetzten Sproßstücke ging hervor, daß die Wuchsstoffhemmung vom basalen Pol aus zuerst schwächer war als vom apikalen. Dann aber hatten die normal eingesetzten Sproßstücke eine bedeutendere Triebentfaltung, weil sie sich im Sande einwurzeln konnten. Unter anderem waren die Ausläufertriebe invers gestellter Sproßstücke dünn, während die der normal eingesetzten an der Spitze knollig verdickt waren. Auf die weit schwächere Hemmungswirkung der Wuchsstoffpaste von dem basalen Pol aus läßt sich auch daraus schließen, daß die ersten Internodien der Triebe im Wachstum nicht merklich gehemmt wurden im Vergleich zu den Trieben an den ebenfalls inversen, aber mit Wasserpaste behandelten Sproßstücken. Die Gestaltungsunterschiede waren undeutlich und schwankend.

2. Der Einfluß auf die Knospen von den Stützblättern aus.

Es gibt viele Arten, wie die Versuchspasten auf die Stützblätter aufgetragen werden können, um ihre Wirkung auf die Gestaltung der Axillare im Vergleich zu der im vorhergehenden beschriebenen Wirkung von der Achse aus zu bestimmen. Einige von diesen Versuchen sind im Nachstehenden beschrieben.

Am 8. Juli wurden isolierte Blattpaare median halbiert und die Stützblätter auf der Unterseite der apikalen Spreitenhälfte mit 0,5% Heteroauxinpaste bzw. mit Wasserpaste bestrichen. Am 20. Juli hatten von elf Blattpaaren sieben einen längeren Trieb auf den Sproßstücken mit Wasserpaste, vier auf den mit Wuchsstoffpaste. Zum Schluß des Versuches, am 23. Sept., ließ sich im Durchschnitt eine günstigere Wirkung der Wuchsstoffpaste bemerken, da sie zur größeren Entwicklung der Ausläufer und der Knöllchen als die Wasserpaste führte. Dies ist zum Teil auch darauf zurückzuführen, daß das Heteroauxin auch hier zu-

meist auf die Wurzelbildung fördernd einwirkte und falls sich an den Blattpaaren überhaupt keine Wurzeln bildeten, wie in Fig. 4 ersichtlich, war die kallusartige Wucherung am basalen Ende des unteren Internodiums schwächer als auf der Hälfte mit Wasserpaste.

In einem parallelen Versuch wurde die Oberseite der apikalen Spreitenhälften mit den Versuchspasten bestrichen und die Ergebnisse waren fast die gleichen. Von 40 Sproßstücken hatten am Schluß des Versuchs 27 einen längeren Trieb auf der Hälfte mit Wasserpaste und 13 auf der mit Wuchsstoffpaste. Sonst ergaben die Pastenanstriche an den intakten Oberflächen der Blattspreiten ziemlich unregelmäßige Wachstumsverhältnisse, da sie die normalen Schwankungen nicht zu überwinden vermochten. Deshalb wurde die Wirkung der Pasten von den Querschnitten der Spreiten aus geprüft, und zwar so, daß man die



Fig. 4. *Circaea intermedia*. Ein oberes Blattpaar, auf der unteren Seite der apikalen Hälfte der Blattspreiten links mit Wasserpaste, rechts mit

0,5% Wuchsstoffpaste bestrichen. Links Blüten und Ausläufer mit Knöllchen und stärkerer Kallus am unteren Internodium. Beide Blätter abgefallen (9. VII. bis 23. IX.).

Blattpaare längs halbierte und die Blattspreiten in der Mitte quer durchschnitt. Hierauf wurde auf der einen Hälfte die Achsenschnittfläche mit Wuchsstoffpaste und die Blattschnittfläche mit Wasserpaste behandelt, auf der Vergleichshälfte wurden die Pasten-

anstriche umgekehrt, um die Wirkung der Wuchsstoffpaste vom Blatt aus mit der von der Achse aus zu vergleichen. Nach 10 Tagen waren von 14 Blattpaaren nur an 3 die Axillare größer auf der Hälfte mit dem Wuchsstoff an der Achse. Infolgedessen ist die Hemmungswirkung des Wuchsstoffes von der Querschnittfläche an der Spreite schwächer, und deshalb bildeten sich an diesen Sproßstücken Laub- und Blütentriebe, während an den mit Wuchsstoff an der Achse, mit Ausnahme des apikalsten Blattpaares, sich Ausläufer entwickelten.

Die in manchen Versuchen unverkennbare Wirkung der Pastenanstriche von der Blattunterseite wäre von der Folge der durch den Pastenanstrich daselbst behinderten Assimilation zu unterscheiden. Fig. 5 stellt einen Versuch dar, in welchem die Unterseite der einen Blattspreite mit Wasserpaste bestrichen wurde, während die gegenüberliegende Blattspreite unbehandelt blieb. An den Sproßstücken mit

Wasserpaste entwickelten sich Laubtriebe, an den Gegenstücken je nach der Ursprungsregion des Blattpaares Ausläufer oder Blütentriebe. Wird jedoch bei sonst gleicher Versuchsanordnung die Achse des isolierten Blattpaares nicht längs geteilt, so wird durch die stärkere Hemmungswirkung des unbehandelten Stützblattes ein regelmäßiger Wachstumsunterschied der beiden gegenüberliegenden Axillare hervorgerufen. Die in der Achsel des unterseits bestrichenen Blattes liegende Achselknospe wächst je nach der Ursprungsregion des Blattpaares zu einem Ausläufer, Laub- oder Blütentrieb stärker heran, während die gegenüberliegende im Wachstum gehemmt wird. Es wurde in bezug auf diese Korrelation der beiden Axillare auch die Heteroauxinpaste geprüft. Es ist hierbei zu berücksichtigen, daß die beiden Axillare auch ungleiche

Gestalten annehmen können, so daß man von einer Querpolarität sprechen kann, wenn z. B. einerseits ein Blüten-

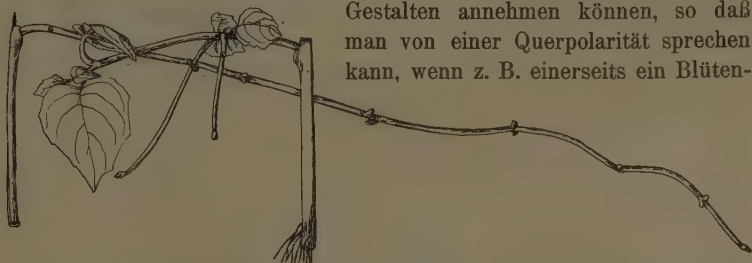


Fig. 5. *Circaea intermedia*. Ein unteres Blattpaar, an der Hälfte rechts die ganze Blattspreite auf der Unterseite mit Wasserpaste bestrichen, hier Laubtrieb- und Wurzelbildung zeigend. Die Hälfte links unbehandelt, ohne Wurzeln, mit einem fortwachsenden Ausläufer (8. VII. bis 23. IX.).

trieb, andererseits ein Ausläufer sich bildet, und weiters, daß kleinere Hemmungsunterschiede auf den beiden Seiten des Knotens nur unbestimmte Erfolge ergeben.

Wurde am 10. Juli am ungeteilten Blattpaare die eine Blattspreite auf der Unterseite mit Wuchsstoffpaste, die andere mit Wasserpaste ganz bestrichen, so war am 28. Sept. der Achseltrieb des mit Wuchsstoffpaste bestrichenen Blattes größer, mit Ausnahme der basalsten Blattpaare, wo er frühzeitig sein Wachstum eingestellt hatte. An den apikalen Blattpaaren bildeten sich hier Laubtriebe, an den basalen schwache Ausläufer.

Weiters wären noch vier Parallelversuche vom 10. Aug. mit Wuchsstoffpastenanstrich auf den Blattspreiten der nicht halbierten Sproßstücke anzuführen. Es wurde zunächst die Unterseite der einen Blattspreite ganz, die andere bloß auf der apikalen Hälfte bestrichen. Ausnahmslos wuchs die Achselknospe des zur Gänze bestrichenen Blattes

stärker, in Form eines Ausläufers, der sich nur auf dieser Seite an seiner Spitze zu einem Knöllchen verdickte. Hervorzuheben wäre, daß sich nur bei diesem Versuch an den mit Heteroauxinpaste behandelten Blattspreiten etwa in der Mitte der Seitennerven der apikalen Hälfte, welche bestrichen war, Wurzeln bildeten, während die ganz bestrichenen Blätter keine Wurzeln trieben (Fig. 6). Die Stützblätter blieben an den bestrichenen Blattpartien bis zum Schluß des Versuchs, d. i. bis zum 3. Okt. gesund und dunkelgrün gefärbt, hingegen vergilbten die unbestrichenen, basalen Teile der Blätter. Durch diese wurde die Korrelation zwischen den beiden Axillaren eingeleitet. Dasselbe gilt von der apikalen, unbestrichen gebliebenen Blathälfte in der zweiten Versuchsserie, in welcher der Basalteil des Blattes mit der Heteroauxinpaste behandelt wurde. Doch gab es hier Ausnahmen, und zwar



Fig. 6. *Circaea intermedia*. Das zweite Blattpaar von oben, die Spreite rechts auf der ganzen Unterseite, links nur auf der apikalen Hälfte mit 0,5% Wuchsstoffpaste bestrichen. Das stärkere Wachstum durch Korrelation rechts, die Wurzelbildung auf den Seitennerven des bestrichenen Spreitenteils links (10. VIII. bis 10. IX.).

an den basalen Blattpaaren, wo die Hemmungswirkung des apikalen, unbestrichenen Teiles schwächer erscheint. Zur Wurzelbildung an den Blattspreiten kam es hier nicht. Ähnliche Spreitenanstriche, jedoch auf der Oberseite der Blätter, ergaben schwankende Ergebnisse, nur mit einem sehr undeutlichen Wachstumsübergewicht der Triebe auf der Seite der ganz bestrichenen Blattspreiten. Wurde das eine Blatt auf der basalen Hälfte bestrichen, so bildeten sich auf den apikalen Blattpaaren auch Blüentriebe, aber nur in der Achsel dieses Blattes mit unbestrichener apikaler Hälfte. Daß der ungleiche Anstrich der Oberseiten der Blattspreiten keinen korrelationsbestimmenden Einfluß besitzt, läßt sich auch daraus schließen, daß die Knöllchenbildung gegen Ende des Versuches auf beiden Seiten des Knotens gleichmäßig vor sich ging. Die Vergleichsserien mit Wasserpastenanstichen verhielten sich in bezug auf die Bestimmung der Korrelation zwischen den beiden Axillaren ähnlich. Bei den Anstrichen auf der Oberseite der Blattspreiten war keine Regelmäßigkeit. Bei solchen auf der Unterseite

war das Triebwachstum in der Achsel des ganz bestrichenen Blattes regelmäßig gefördert mit dem Unterschied von der Wirkung der Wuchsstoffpaste, daß sich an den der oberen Region der Mutterpflanze entnommenen Blattpaaren auch Blüten entfalteten.

Aus den vorhergehenden Versuchen ist ersichtlich, daß der Einfluß der 0,5 % Heteroauxinpaste von den Blättern aus auf die Morphogenese der Axillare hinter dem von den Achsenschnittflächen aus weit zurück tritt. Anders ist es hingegen, wenn man die Anstriche an den Oberflächen der Knospen selbst vornimmt. Am 16. Juli wurde an nicht halbierten Blattpaaren eine Knospe mit 0,5 % Wuchsstoff-, die andere mit Wasserpaste bestrichen. Nach 10 Tagen ließ sich bereits eine Entwicklungshemmung der mit Wuchsstoffpaste bestrichenen Anlagen mit Ausnahme der apikalsten Blattpaare beobachten. Zum Schluß des Versuches am 22. Sept. hatten sich die Triebe an den unteren Blattpaaren beinahe gleichartig zu Ausläufern entwickelt, an den apikalsten Blattpaaren wiesen sie deutliche Unterschiede auf, die schon durch die einmalige Bestreichung der winzigen Knospenanlagen hervorgerufen wurden. An dem obersten Blattpaar einer Mutterpflanze war der Wuchsstofftrieb 12 mm lang mit Ausläufern von 115, 73, 108, 54 mm Länge an den beiden Triebknoten, aber ohne jede Blüte, der Kontrolltrieb war 70 mm lang mit drei geöffneten Blüten, aber ohne Ausläufer. Von einer anderen Mutterpflanze hatte das apikalste Blattpaar den Wuchsstofftrieb 6 mm lang mit seitlichen Ausläufern von 110 und 75 mm Länge und einen verkümmerten Blütenstand, der gegenüberliegende Wasserpastentrieb war 80 mm lang, mit 58 mm langem Blütenstand mit 12 geöffneten Blüten, aber ohne Ausläufer.

3. Der Einfluß auf die Knospen nach dem Entfernen der Stützblätter.

Nach Abschneiden der Stützblätter entwickeln sich die Achselknospen ohne Rücksicht auf die Ursprungsregion der Blattpaare zu dünnblättrigen Laubtrieben auf Grund des eingeschränkten Baumaterials. Um die Wirkung des Wuchsstoffes bei diesem Baumaterialmangel zu prüfen, wurden am 9. Juli isolierte und längshalbierte Sproßstücke nach dem Entfernen der Stützblätter mit 0,5 % Wuchsstoff- bzw. mit Wasserpaste an den oberen Achsenschnittflächen bestrichen. Bereits am 21. Juli war die Anzahl und Flächenausdehnung der Blätter auf den Hälften mit Wasserpaste größer, doch war die Wachstumshemmung durch die Wuchsstoffpaste nicht stark genug, um das erste Internodium der Achseltriebe in seinem Streckungswachstum zu behindern. Die Wurzelbildung wurde auch hier durch die Heteroauxinpaste deutlich gefördert. Am

23. Nov. gab es schon gewisse formative Unterschiede, wie aus der Fig. 7 ersichtlich ist. Am untersten Abschnitt einer Pflanze war der Achseltrieb auf der Wuchsstoffhälfte 9 mm lang, die Internodien 6, 3 mm, die Blätter 8 : 7, 12 : 8, 2,5 : 1,8 mm, aber kein Ausläufer, der Achseltrieb der Kontrollhälfte 17 mm lang, die Internodien 7, 8, 1,8 mm, Blätter 9 : 8, 16 : 13, 6 : 4 mm, ein Ausläufer am Knoten 38 mm lang. Ähnliche Unterschiede waren auch bei den nächsten Sproßstücken. Wurde die Wuchsstoffpaste bloß auf die obere Querschnittsfläche der Achse aufgetragen, vermochte sie die ursprünglichen Unterschiede der Achselknospen nicht zu verändern.



Fig. 7. *Circaea intermedia*. Ein längshalbiertes Sproßstück ohne Stützblätter, rechts mit 0,5% Wuchsstoffpaste, links mit Wasserpaste auf der Achsenschnittfläche bestrichen. Hier ein stärkerer Laubtrieb mit einem Ausläufer (9. VII. bis 23. IX.).

In diesem Zusammenhange können auch Versuche mit dem Anstrich der Blattstielstummel erwähnt werden. Die ursprünglichen Größenunterschiede der Knospen wurden beibehalten, wenn die Wuchsstoffpaste auf die Schnittfläche des Blattstielstummels auf der Hälfte mit der größeren Achselknospe aufgetragen wurde.

In anderen Versuchen wurden die Blattpaare längs halbiert, an der einen Hälfte das Stützblatt abgeschnitten und die oberen Achsenschnittflächen beider Hälften in deren Reihenfolge abwechselnd mit 0,5 % Heteroauxin- bzw. mit Was-

serpaste behandelt. Das Verhalten der Sproßstücke mit den Stützblättern war genau dasselbe wie dasjenige im Abschnitt 1 beschriebene. An den apikalen Sproßstücken mit ausgesprochen blütenbildender Natur bewirkte der Wuchsstoffpastenanstrich der Achse die Entwicklung nach abwärts wachsender Ausläufer, bei starker Wurzelbildung an der Basis des unteren Internodiums des Sproßstückes. Die gegenüberliegenden stützblattlosen Sproßstücke verhielten sich je nach der Art der Paste sehr abweichend. Die mit Heteroauxinpaste behandelten entwickelten nur ganz kurze Laubtriebe und dann starben sie ab, während die mit Wasserpaste mehrere Blätter und mitunter auch schwache Ausläufer entfalteten, und blieben während des ganzen Versuches trotz schwächerer Wurzelbildung am Leben. Besonders die basalsten und apikalsten stützblattlosen Sproßstücke unterlagen der abtötenden Wirkung der starken Wuchsstoffpaste von der Achsenschnitt-

fläche aus auffallend bald. Schließlich wäre zu erwähnen, daß auch an Sproßstücken ohne Stützblätter die Korrelation zwischen den beiden gegenüberliegenden Achselknospen durch die ungleichen Pastenanstriche an den Blattstielstummeln eingeleitet werden kann. Am 14. Juli wurden an 28 Blattpaaren die Spreiten abgeschnitten und die Stielstummeln an der Schnittfläche mit 0,5 % Heteroauxin- bzw. mit Wuchsstoffpaste bestrichen. Am 19. Aug. waren im ganzen 17 Blattstiele auf der Seite der Wuchsstoffpaste und nur 11 auf der der Wasserpaste erhalten. Durch die Wuchsstoffpaste wurde die Lebensdauer der Blattstiele verlängert und an den apikalsten entstanden in der Nähe des Anstriches auch Wurzeln. Die Gestaltungsunterschiede sind aus der Fig. 8 zu ersehen. Unter dem Einfluß des mit Wuchsstoffpaste bestrichenen Blattstieles bildeten sich an den basalen und mittleren Sproßstücken stärkere Laubtriebe in der gegenüberliegenden Achsel (a), an den apikalsten, wo der künstlich zugeführte Wuchsstoff überhaupt weniger hemmend wirkt, in der anliegenden Achsel (b). Später erst kam es zu einer Ausläuferbildung, die in beiden



Fig. 8. *Circaea intermedia*. Isolierte Sproßstücke ohne Stützblätter, a) das basalste, b) das apikalste. Die Blattstielstummeln an beiden rechts mit 0,5 % Wuchsstoffpaste, links mit Wasserpaste bestrichen. Bei a) links, bei b) rechts die Blattbildung vorherrschend, umgekehrt die Ausläuferbildung. Von den Blattstielen nur der obere, mit Wuchsstoffpaste behandelte erhalten, epinastisch gebogen und wurzeltragend (14. VII. bis 25. IX.).

Fällen auf der Seite des kleineren Axillars infolge der Hemmungswirkung von den großen Blattoberflächen an dem größeren Axillar vor sich ging.

4. Versuche an *Stachys palustris* und *Sedum telephium*.

Am 22. Aug. wurden vegetative oder blühende Sprosse von *Stachys palustris* in einzelne längshalbierte Blattpaare zerlegt und die Achsenschnittflächen oben und seitlich bis über den Knoten mit 0,5 % Wuchsstoff- bzw. Wasserpaste bestrichen. Da die Vegetationsperiode bereits vorgeschritten war, bildeten die Abschnitte mit Wasserpaste zumeist keine Wurzeln mehr, aber auch an den mit Wuchsstoffpaste behandelten Sproßstücken bildeten sich Wurzeln nur an den

2—3 obersten Blattpaaren. Die Triebe an den Sproßstücken mit Wasserpaste waren am 7. Okt. 7—13 mm lang, an den unteren knöllchenförmig und waagrecht, an den oberen dünn nach oben gestreckt, laubtriebartig. Die Achselknospen an den Hälften mit Wuchsstoffpaste, 0,5—1,2 mm lang, waren besonders an den obersten Abschnitten, wo sich die Wurzeln stark entwickelten, sehr klein. Nur an wenigen Mutterpflanzen war eine Abweichung zu bemerken, wo sich die Achselknospen an den basalen Blattpaaren merklich entwickelten, z. B. zu einem 2,5 mm langen Trieb mit Blättern 2,5:1,5, 2,5:0,8 mm, mit fünf Wurzeln an dem Knoten von Längen bis zu 22 mm. An der Kontrollhälfte war der Achseltrieb 8 mm lang, die Blätter 2,5:1,5, 7:2,5, 8:3, die Wurzeln 15 und 4 mm. Da die Stützblätter dann bald abstarben, und zwar sowohl auf der Wuchsstoff- wie auch auf der Wasserpastenseite, so änderte sich nichts wesentlich an den weiteren Wachstumsverhältnissen.

An Blattpaaren, wo das obere Internodium bis zum Knoten eingeschnitten wurde, wuchs die Achselknospe auch auf der Seite des Wuchsstoffanstriches in Form eines kleinen hell gefärbten Triebes. Die Verbindung der beiden Achseln durch das untere Internodium setzte die Hemmungswirkung der Wuchsstoffpaste herab, mit Ausnahme der basalen Blattpaare, an denen die Knospen auf dieser Seite unentfaltet blieben. Am 10. Sept. waren die Triebängen einer Mutterpflanze auf der Wuchsstoffpastenseite 1,5, 1, 3,5, 2,5, 4,0, 2,5 mm, auf der Wasserpastenseite 6, 6, 8, 5, 11 und 7 mm lang. An diesem 7 mm langen Triebe waren die Blätter 6:2,5, 7:3, 2:1 mm, an dem Gegentrieb von 2,5 mm Länge 4,5:2, 1,5:0,5 mm. Dieser auffallende Unterschied von dem Verhalten der längshalbierten Blattpaare ist auf die Korrelation zwischen den beiden Achselknospen zurückzuführen, die je nach der Ursprungsregion der Blattpaare wie bei *Circaea* verschieden ist.

Die Versuche mit *Sedum telephium* wurden zur Blütezeit am 24. Aug. bis 1. Sept. in ähnlicher Weise angestellt, mit dem Ergebnis, daß die 0,5% Heteroauxinpaste das Wachstum der Achselknospen besonders an den basalen und an den apikalen Sproßstücken stark hemmte, während die Sproßstücke mit Wasserpaste je nach der Ursprungsregion entweder Blattrosetten oder Blütenstände bildeten. Qualitative Unterschiede waren in der Übergangsregion zu bemerken, wo die Sproßstücke mit Wuchsstoffpaste nur kleine Rosetten, die mit Wasserpaste dagegen Blüten entfalteten.

III. Besprechung der Ergebnisse.

Das Hauptergebnis der vorher beschriebenen Versuche ist, daß sich die Gestaltung der Achseltriebe durch Heteroauxin verändern kann. *Circaea intermedia* eignete sich deshalb für diese Versuche so gut, weil die gegenüberliegenden Achselknospen ziemlich gleichmäßig ausgebildet sind und die Blattpaare in den einzelnen Regionen der Mutterpflanze verschiedene morphogenetische Beschaffenheit haben. Außerdem kann man bei dieser Pflanze die bloße Wachstumshemmung deutlich von der Reaktion auf gewisse abweichende Stoffverhältnisse unterscheiden, die zur Bildung von langgestreckten Ausläufern und Knöllchen führen. Verwendet wurde die Wuchsstoffpaste, da die Wuchsstofflösung durch Transpiration zu stark wirkt (Snow 1936). Absichtlich wurde die Wuchsstoffpaste weit von den Sproßanlagen aufgetragen, so daß diese keine Mißbildungen hervorrief, wie solche Laibach und Mai (1936) bei *Coleus* künstlich bewirkten. In vorliegender Arbeit wurde vielmehr die Beeinflussung der Knospen durch andere Organe beabsichtigt, um die natürlichen korrelativen Verhältnisse zu erforschen.

Das Stützblatt und die dazu gehörige Achselknospe sind miteinander innig verbunden. Sie sind in ihrer inneren Beschaffenheit durch alle anderen Teile der Mutterpflanze sowohl morphologisch wie auch physiologisch übereinstimmend determiniert. Wird aber auf das isolierte Sproßstück mit einer Knospe und deren Stützblatt mit dem Wuchsstoff eingewirkt, so werden beide durch diesen beeinflusst, die Reaktion wird jedoch hauptsächlich an der Gestaltung des Axillars kenntlich, welche vorwiegend durch das Stützblatt bedingt wird. Nach Němec (1911) besitzen einzelne Teile des großen Keimblattes von *Streptocarpus Wendlandii* verschiedene morphogenetische Qualitäten. Nach der Annahme Winklers (1933) wandern von den Blättern bestimmte embryonalisierende Substanzen nach den Vegetationspunkten. Cajlachjan (1936) hat einzelne Blätter mit den dazu gehörigen Achseltrieben auf die Perzeption des photoperiodischen Reizes geprüft mit dem Erfolg, daß das Blatt entsprechend der Tageslänge das Verhalten des Sprosses bestimmt. Die Internodien wirken weniger gestaltend als wachstumshemmend, wie z. B. bei *Bryophyllum*, an dem das Wachstum der Randknospen durch längere Internodiumabschnitte verhindert wird. Wie bereits Schmucker (1923) bei Wiederholung der morphogenetischen Versuche Dostáls (1911) festgestellt hat, wird die Qualität der Seitensprosse durch gute oder sehr schlechte Bewurzelung der isolierten Sproßstücke sehr wenig beeinflusst.

Es gibt große Unterschiede in der Reaktion der Knospen, je nach der Stelle, an der die Wuchsstoffpaste angebracht wird. Am ausgiebigsten wirkt sie von den Achsenschnittflächen aus, am wenigsten von der Oberseite des Stützblattes. Ob die stärkste hier verwendete Wuchsstoffpaste schon durch die intakte Epidermis wirken kann, läßt sich schwer sicherstellen. Minimale Wuchsstoffmengen, die aufgenommen werden könnten, scheinen fördernd zu wirken. Die epinastische Reaktion von Laibach und Fischnich (1936) zeigten hier nur die apikalsten Blätter. Durch die untere Epidermis wird die Wuchsstoffpaste aufgenommen, wie durch die Wurzelbildung an den intakten Blattnerven und Veränderung der morphotischen Qualität der Triebe nachgewiesen wird. Schwache Wuchsstoffkonzentrationen (0,05 %) wirken aber auch von der Achsenschnittfläche auf die Achseltriebe nicht umgestaltend. Die Wurzelbildung wurde durch solche genau so wenig gefördert, wie durch die Anstriche an den Blättern überhaupt. Bei Behandlung der Sproßstücke mit stärkeren Pasten (0,5, 0,25 %) wird die Lebensdauer der Stützblätter auffallend verlängert, was mit den Versuchen von Laibach (1933) an Blattstielen von *Coleus* übereinstimmt, obzwar bei *Circaea intermedia* durch die Wuchsstoffpaste das Abfallen der Blattstielstümpfe an den basalen Sproßstücken beschleunigt erscheint; dies wird bedingt durch das rasche Entleeren älterer Teile unter dem Einfluß von Wuchsstoff. Die Versuchsergebnisse berechtigen zu der Annahme, daß das normale Altern und Absterben der untersten Blätter durch den in der Pflanze erzeugten Wuchsstoff verursacht wird. Bereits Swart (1914) spricht hier von einer selbstregulatorischen, auf inneren nicht näher bekannten Gründen beruhenden Erscheinung. Nach Söding (1934) ist das Altern und Absterben die Folge der fortwährenden Gegenwirkung des Wachsens und Gehemmtwerdens. Daß auch diese abtötende Hemmungswirkung auf Auxin zurückzuführen ist, beweisen Versuche mit den untersten, dem Absterben bereits nahen Blattpaaren. Die mit Wuchsstoffpaste behandelten Sproßstückhälften sterben rasch ab, während die mit Wasserpaste behandelten bei isolierter Kultur sich wieder erholen und Ausläufer entwickeln. Wie Analysen des Reduktionswertes und die mikrochemischen Beobachtungen ergaben, mag dies mit der beschleunigten Stärkehydrolyse und dem Verhungern der mit Heteroauxinpaste behandelten Sproßstücke zusammenhängen. Aus demselben Grund entwickeln sich an den Blattpaaren, die normal starke Ausläufer ausbilden und schließlich stark verknollen, nur schwache, grünliche Ausläufer, welche besonders zum Schluß der Vegetationsperiode sich überhaupt nicht verdicken. Die

inneren Vorgänge, welche zur Knollenbildung führen, hat Sperlich (1930) bei *Solanum tuberosum* erörtert, mit dem Hinweis auf die Bedeutung der Wurzeln. Die verminderte Knöllchenbildung steht auch bei *Circaea* mit der durch Heteroauxin gesteigerten Wurzelbildung im Zusammenhang.

Die Wirkung der Heteroauxinpaste auf die apikalen, blütenbildenden Blattpaare von *Circaea* steht im Einklang mit der herrschenden Ansicht über die Wirkung der Sexualhormone auf die Blütenbildung der Pflanzen. Im Gegensatz zu Schöller und Goebel (1935), die das Fördern der Blütenbildung durch das Follikelhormon als spezifische Erscheinung deuten, erklären dies Orth (1934), Harder und Störmer (1935), ebenso wie Boysen-Jensen (1936) und Zollikofer (1936) sekundär durch die Stimulation des vegetativen Wachstums. In ähnlichem Sinne wirkt auch das Heteroauxin auf die Blütenachselknospen bzw. auf die Stützblätter, die die blütenbildenden Stoffe produzieren. Es entwickeln sich statt Blütentriebe vegetative Sprosse und besonders an Blattpaaren mit ausgesprochener Blüthenatur ist diese Umwandlung am auffälligsten: die Achselknospe streckt sich nicht, sondern treibt bald viele seitliche Ausläufer. Den Unterschied zwischen der Blütentrieb- und Ausläufer-, bzw. Knollenbildung bei den Knollenpflanzen führt Rasumov (1935) auf die Wirkung der ungleichen Tageslänge zurück (vgl. Zimmermann und Hitchcock 1929). Die mit der ungleichen Tageslänge verschiedener Pflanzen verknüpften stofflichen Unterschiede berechtigen nach Knodel (1936) nicht zu einer Verallgemeinerung des Klebsschen Stickstoff-Kohlehydrat-Verhältnisses (1909), das auch an anderen Pflanzen annehmbar schien (Kraus und Kraybill 1918 bei *Solanum lycopersicum*, Gäumann 1935 bei *Fagus silvatica*). Bei der Unkenntnis der Ursachen der Blütenbildung bleibt entweder die Annahme aufrecht, daß das Heteroauxin die in den Stützblättern gebildeten Anthogene (hypothetische blütenbildende Stoffe nach der Benennung von Němec 1934) zerstört oder, wie die Analysen ergaben, die Konzentration der Kohlehydrate im produzierten Baumaterial vermindert. Einfacher ist aber hier bei *Circaea* als typischer Knollenpflanze die Erklärung, daß das Heteroauxin in der starken Konzentration die Entfaltung der Blütenanlagen ebenso hemmt, wie diese normal an schwächeren Pflanzen völlig durch die korrelative Hemmung anderer Teile in der Entfaltung zurückgehalten werden, aber sich entwickeln, wenn die Gipfel solcher vegetativen Pflanzen samt den obersten Blattpaaren in feuchten Sand eingepflanzt werden. Daß es Entwicklungshemmungen auch anderer Art gibt, die die Blütenbildung

sogar unter besten stofflichen Bedingungen hindern, geht aus den photoperiodischen Untersuchungen von Kopetz (1936) hervor. Schwächere Wuchsstoffkonzentrationen wirken auf die Reproduktionsorgane nicht so vernichtend, wie Dolfus (1936) nachweist, der durch 0,1165 % Heteroauxin ein beträchtliches Wachstum der Fruchtknoten ohne Samenanlagen hervorgerufen hat.

Nach Laibach (1933), Mai (1934), Müller (1935) ist die Hemmungswirkung des Wuchsstoffes auf die korrelative Wirkung des dadurch angeregten Wachstums zurückzuführen. Indes ist diese Hemmung auch ohne Wachstumsvorgänge möglich, wie diejenigen Teile zeigen, welche weder den Kallus noch Wurzeln unter der Wuchsstoffpaste bilden, z. B. die Mehrzahl der Versuchspaare von *Stachys palustris*. Allerdings können die hier festgestellten stofflichen Umsetzungen der Reservestoffe unter dem Einfluß von starken Heteroauxingaben auf die Wachstumsvorgänge zurückgeführt werden, wobei zu bemerken ist, daß Friedrich (1936) aus seinen chemischen Untersuchungen über die geotropischen Verhältnisse bei *Helianthus* den Schluß zieht, daß der Wuchsstoff weder auf die Stärkehydrolyse noch auf den Transport des verfügbaren Zuckers eine direkte Wirkung auszuüben vermag; der reduzierende Zucker nimmt aber auch hier unter dem Einfluß von Heteroauxin zu. Tatsache ist, daß sich die sonst ohne Triebwachstum nur sehr schwer, oft erst nach Jahren entleerenden Knöllchen von *Circaea intermedia* in kurzer Zeit zum Entleeren von Stärke bringen können, wenn diese längs halbiert auf den Schnittflächen mit 0,5 % Heteroauxinpaste bestrichen werden. Das Triebwachstum wird hier durch starke Kallus- und Wurzelbildung ersetzt. So kann es nicht überraschen, daß sich durch passende Wuchsstoffgaben die *Circaea*-Blattpaare verschieden beeinflussen lassen, wobei sie sich wie Blattpaare anderer Regionen der Mutterpflanze oder anderer Entwicklungsphasen verhalten. Solche Unterschiede hat Schwartz-Kraepelin (1933) eingehend beschrieben und von praktischer Seite Seeliger (1924) behandelt. Wahrscheinlich sind dafür auch normal verschieden von den Blättern hervorgehende Wuchsstoffströme verantwortlich zu machen, wie Czaja (1935) annimmt.

Dem Wuchsstoff fällt hier die Rolle des Vermittlers der Korrelationen zu, wie zuletzt besonders Went (1936) ausführt, obwohl in anderen Fällen die Annahme direkter morphogenetischer Einwirkung gemacht wird (Gouwentak 1936). Auch dafür bietet *Circaea* mehrere Beweise, besonders auch hinsichtlich der Abhängigkeit der Reaktion auf den Wuchsstoff von dem inneren Zustand der Pflanzenteile. Dies

geht deutlich aus den Versuchen von Jost (1935) bzw. mit Reiß (1936) hervor. Es wurde lange beim Studium der Korrelationen der Bedarf einer solchen Substanz empfunden, wie das Heteroauxin Kögl's (1934) ist, mit dem die Hemmung so leicht künstlich hervorgerufen werden kann, ohne die Pflanze selbst zu beschädigen. Hoffentlich wird sich noch vieles bei der beabsichtigten Fortsetzung dieser Versuche über das Sachs'sche Phänomen in der nächsten Vegetationsperiode klären.

IV. Zusammenfassung.

1. Die Wirkung der Heteroauxinpaste auf die Morphogenese der Achseltriebe an den einzelnen isoliert kultivierten Abschnitten von *Circaea intermedia* ist nach deren Ursprungsregion an der Mutterpflanze verschieden.

2. Der Erfolg ist je nach der Stelle des Auftragens der Wuchsstoffpaste (entweder auf die Achsenschnittflächen, die Stützblätter oder die Blattstiele oder auf die Knospen selbst) und je nach der Konzentration der Paste bzw. Belassung oder Entfernung der Stützblätter, verschieden. Starke Wuchsstoffpasten sind schon bei einmaligem Bestreichen der Achsenschnittflächen oder der Knospen allein deutlich morphogenetisch wirksam.

3. An apikalen, bei isolierter Kultur rein blütenbildende Natur aufweisenden Sproßabschnitten bewirkt die Wuchsstoffpaste die Umbildung der Blütentriebanlagen zu Ausläufern und Knöllchen.

4. An basalen Blattpaaren wird die Ausläuferbildung entweder geschwächt oder es tritt eine gewisse Umbildung zu Laubtrieben ein.

5. An den untersten Blattpaaren wird durch die Wuchsstoffpaste das Altern und Absterben auffallend beschleunigt, was mit der Förderung der Stärkehydrolyse und dem raschen Verbrauch der Reservestoffe bei *Circaea* zusammenhängt.

Literaturverzeichnis.

- Boysen-Jensen, P., Zschr. f. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenk. **43**, 142 (1936). — Cajlachjan, M. H., C. R. Acad. Sci. URSS **1**, 89 (1936). — Czaja, A. Th., Ber. Dtsch. Bot. Ges. **53**, 242 (1935). — Dolfus, H., Planta **25**, 1 (1936). — Döposcheg-Uhlár, J., Flora **102**, 75 (1911). — Dostál, R., Flora **103**, 1 (1911). — Fischnich, O., Planta **24**, 552 (1935). — Friedrich, G., Planta **25**, 607 (1936). — Fuchs, O., Über die stofflichen Bedingungen der Knöllchenbildung an den Ausläufern von *Circaea intermedia*, Diss. Tierärztl. Hochsch. Brünn 1926 (Maschinenschr., tschech.). — Gäumann, E., Ber. Dtsch. Bot. Ges. **53**, 366 (1935). — Goebel, K. v., Einleit. i. d. experiment. Morphologie d. Pflanzen. Leipzig u. Berlin 1908. — Gouwentak, C. A., Meded. Landbouwhoogeschool Wageningen **40**, 18

- (1936). — Harder, R., und Störmer, J., *Jahrb. f. wiss. Bot.* **81**, 383 (1935). — Jost, L., *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **53**, 733 (1935). — Jost, L., und Reiß, E., *Zschr. f. Bot.* **30**, 335 (1936). — Kappert, H., *Grundriß der gärtnerischen Pflanzenzüchtung*. Berlin 1934, 121. — Klebs, G., *Sitzber. Akad. Heidelberg* **5**, 9 (1909). — Knodel, H., *Zschr. f. Bot.* **29**, 449 (1936). — Kögl, F., Hagen-Smit, A. J., und Erxleben, H., *Zschr. f. physiol. Chem.* **228**, 90 (1934). — Kopetz, L., *Die Gartenbauwiss.* **10**, 379 (1936). — Kraus, E. J., und Kraybill, H. R., *Oregon Stat. Bull.* **149**, 5 (1918). — Laibach, F., *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **51**, 391 (1933). — Laibach, F., und Fischnich, O., *Planta* **25**, 648 (1936). — Laibach, F., und Mai, G., *Roux Arch. f. Entw.mech. d. Organism.* **134**, 200 (1936). — Mai, G., *Jahrb. f. wiss. Bot.* **79**, 681 (1934). — Müller, A. M., *Ebenda* **81**, 497 (1935). — Němec, B., *Bull. Acad. Bohème* **20** (1911). — Ders., *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **48**, 72 (1930). — Ders., *Stud. Plant Physiol. Lab. Univ. Prague* **4**, 12 (1934). — Orth, H., *Zschr. f. Bot.* **27**, 565 (1934). — Plch, B., *Beih. z. Bot. Zbl. A.*, **55**, 358 (1936). — Rasumov, V. J., *Planta* **23**, 384 (1935). — Sachs, J., *Arb. Bot. Inst. Würzburg* **2**, 452 (1880—82). — Schmucker, T., *Bot. Arch.* **4**, 201 (1923). — Schwartz-Kraepelin, H., *Flora* **127**, 93 (1933). — Seeliger, R., *Angew. Bot.* **6**, 191 (1924). — Söding, H., *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **52**, 119 (1934). — Sperlich, A., *Jahrb. f. wiss. Bot.* **72**, 161 (1930). — Swart, N., *Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern*, Jena 1914, 113. — Thimann, K., und Skoog, F., *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* **19**, 714 (1933). — Went, F. W., *Biolog. Zbl.* **56**, 449 (1936). — Winkler, H., *Handw. d. Naturwiss.* II. Aufl. **4**, 648 (Jena 1933). — Zimmermann, P. W., und Hitchcock, A. E., *Bot. Gaz.* **87**, 1 (1929). — Zimmermann, W. A., *Zschr. f. Bot.* **30**, 209 (1936). — Zollikofer, C., *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **54**, 507 (1936).
-

Experimentelle und zytologische Untersuchungen innerhalb der Veronica-Gruppe *Pentasepala*¹⁾.

Von Hans Scheerer (Tübingen).

Mit 22 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Die seit nunmehr drei Jahrzehnten durchgeführte Gesamtbearbeitung der Gattung *Veronica* durch Lehmann und seine Schüler hat bereits eingehende Klarheit über die systematischen, pflanzengeographischen und zytologisch-genetischen Verhältnisse in dieser Gattung geschaffen. Auf Grund der systematischen und pflanzengeographischen Einzeluntersuchungen konnte vor allem die experimentelle und zytologische Methode angewendet und zur Beurteilung der oft schwierigen systematischen Verhältnisse mit Erfolg herangezogen werden. So haben bis jetzt insbesondere die Sektionen *Alsinebe* (Lehmann, Beatus, Hofelich), *Pseudolysimachia* (Härle, Graze) und *Beccabunga* (Schlenker) eingehende Bearbeitung erfahren.

Aus der zur Sektion *Chamaedrys* gehörenden Gruppe *Pentasepala* wurden die drei Arten *V. prostrata*, *Teucrium* und *austriaca* 1910 durch Watzl (Wien) auf Grund ausgedehnter herbarkritischer Untersuchungen sorgfältig studiert. Es ergaben sich dabei beträchtliche systematische Schwierigkeiten, deren Ursache in der außerordentlich starken Variabilität der einzelnen Arten lag. Unveröffentlicht gebliebene Versuche Lehmanns hatten außerdem bei *V. Teucrium* hochgradige Selbststerilität ergeben. Diese Tatsachen machten eine eingehendere Durcharbeitung der Gruppe auf experimenteller und zytologischer Grundlage wünschenswert. Diese Aufgabe soll nun durch vorliegende Arbeit in Angriff genommen werden. Es ist freilich nicht zu erwarten, daß durch eine einzige Arbeit die zahlreichen Probleme innerhalb dieser so mannigfaltigen und formenreichen Gruppe gelöst werden könnten. Wenn auch durch vorliegende Untersuchungen eine sichere Grundlage für das Verständnis der besonderen Verhältnisse innerhalb der *Pentasepalae* gegeben werden konnte, so hat doch jeder Einblick, der durch die Versuche gewonnen wurde, den Blick für neue Fragen freigegeben, deren Lösung die Aufgabe zukünftiger Untersuchungen sein muß.

Der experimentelle Teil der Arbeit beschränkt sich zunächst auf die Feststellung der Kreuzungsmöglichkeit zwischen den einzelnen Arten und Unterarten. Die Beschreibung der Bastarde konnte noch nicht durchgeführt werden, da die heranwachsenden Pflanzen in diesem Jahr noch nicht blühten. Bei der prak-

1) Erschienen als Dissertation der Naturwissensch. Fakultät der Universität Tübingen.

tisch absoluten Selbststerilität der ganzen Gruppe sowie der starken Variabilität aller Arten ist es schwer, reines Material für genetische Zwecke zu erhalten. Außerdem sind die Pflanzen nicht immer leicht zu kultivieren, blühen auch in der Regel erst im zweiten Jahr. Für Faktorenanalysen sind somit die pentasepalen *Veronicae* nicht sehr geeignet. Die phänotypische Beschreibung wird sich auf die Unterschiede beschränken müssen, die zur systematischen Charakterisierung der Typen auch wirklich herangezogen werden können. So habe ich auch in der Beschreibung meiner Versuchspflanzen von einer quantitativen Erfassung aller Einzelmerkmale abgesehen und nur jeweils die typischen Unterschiede genannt.

Der zytologische Teil befaßt sich vorläufig im wesentlichen mit der Feststellung der Chromosomenzahlen. Besonderheiten im Teilungsablauf wurden, soweit sie für das Verständnis der betreffenden Art oder Unterart wesentlich erschienen, jeweils beschrieben. Eine genauere Analyse der Teilungsabläufe wird aber erst möglich sein, wenn noch weiteres Schnittmaterial vorliegt.

II. Die systematischen Verhältnisse in der Gruppe Pentasepala.

Einen historischen Überblick über die Gruppe *Pentasepala* seit ihrer Aufstellung durch Bentham (1846) haben Römpf (1928) und Riek (1935) gegeben. Auf eine Behandlung der einzelnen Versuche, die *Pentasepala* gegenüber den anderen Gruppen innerhalb der Sektion *Chamaedrys* abzugrenzen, kann also hier verzichtet werden. Es mag die Feststellung genügen, daß wir, so verschieden auch diese Einteilungsversuche ausgefallen sind, die drei Arten *V. prostrata* L., *V. austriaca* L. und *V. Teucrium* L. doch immer eng zusammengefaßt vorfinden. Man könnte sie die Pentasepalen im engeren Sinne nennen. Die übrigen Arten, die Römpf und Riek noch zu den Pentasepalen stellen (*V. Galathica*, *V. stenobotrys* bei Riek; *V. nivea*, *V. tenuifolia*, *V. rosea* bei Römpf) nehmen geographische Sonderstellungen ein. Über ihre systematische Zugehörigkeit wird sich erst nach Ausdehnung der experimentellen und zytologischen Untersuchung auf diese Arten Endgültiges aussagen lassen.

Über die nahe Verwandtschaft der Pentasepalen i. e. S. haben also nie Zweifel bestanden. Sie zeichnen sich aus durch ihre blütenreichen, gegenständigen Infloreszenzen, durch in der Regel fünfzipflige Kelche, durch gemeinsame Kapselform und ähnlichen Gesamthabitus. Gscheidle (1924) hat auch im Bau der Embryonalhaustorien erwartungsgemäß völlige Übereinstimmung der drei Arten gefunden. Auch geographisch bilden die Pentasepalen eine Einheit. Die Areale überdecken sich gegenseitig. Am weitesten reicht *V. Teucrium*. Sie ist von Portugal bis zum Altai, vom mediterranen Gebiet bis nach N-Rußland verbreitet. Etwas kleiner ist das Gebiet der *V. prostrata*. Sowohl

ihre Ost-West-, wie auch ihre Nord-Süd-Erstreckung ist geringer als die von *V. Teucrium*. Das Verbreitungsgebiet der *V. austriaca* endlich bleibt auf Mittel- und Osteuropa, allenfalls noch Kleinasien beschränkt (vgl. dazu Watzl).

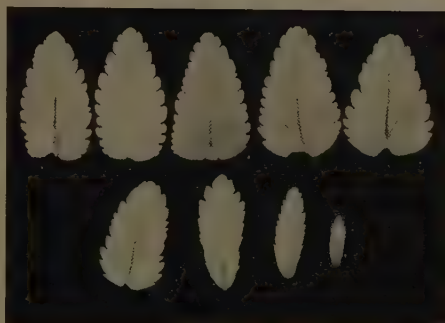
In erster Linie aber ist die verwandtschaftliche Einheitlichkeit der *Pentasepala* durch die große Zahl von Übergangsformen bedingt, welche die Arten miteinander verbinden. Wenngleich die typischen Formen der drei Arten wohlumschrieben sind, so gibt es doch unter ihnen Zwischenglieder, bei denen es unmöglich ist, sie unbedenklich der einen oder der anderen Art zuzuordnen. Um ein Beispiel von der großen Variabilität zu geben, ist in Fig. 1 die Blattform von drei verschiedenen Individuen der *V. Teucrium* abgebildet, die vom selben Fundort (Steinheim bei Heidenheim) stammen. Es ist dies nicht etwa ein mit Absicht gewähltes extremes Beispiel, es entspricht vielmehr durchaus der normalen Variabilität. Watzl hat gerade den ungeheuren Reichtum in der Blattgestalt besonders bearbeitet. Aber auch die Blütengröße, -form und



a



b



c

Fig. 1. Variieren der Blätter von *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys*. ($\frac{3}{4}$ nat. Gr.)

-farbe wechselt meist stark (s. Fig. 2). Die Variation erstreckt sich ferner auf Wuchsform, Behaarung, Kapselform usw.

Bevor wir uns an Hand der Watzlschen Darstellung einen Überblick über die Arten, Unterarten und Varietäten verschaffen, sei noch kurz auf den Wert des Merkmals hingewiesen, das der Gruppe den Namen gegeben hat. Fünfzählige Kelche finden wir innerhalb der Gattung keineswegs nur bei den Pentasepalen. Näheres hierüber möge

bei Lehmann (1908, 1914, 1918 u. a.) und Beatus (1934) nachgelesen werden. Auch mehreren Arten der Gruppe *Orientalis* u. a. ist Pentasepalie eigen, insbesondere bei den unserer Gruppe nächststehenden Arten *V. orientalis* und *V. multifida* (vgl. Römpp, Riek u. a.). Wenn so die Pentasepalie durchaus nicht auf die Gruppe *Pentasepala* beschränkt ist, so finden wir andererseits aber auch nicht bei allen Pentasepalen fünfzählige Kelche, worauf Watzl, Lehmann und Römpp hinweisen und was ich selbst bei meinen Versuchspflanzen fand. So bleiben bis jetzt also im wesentlichen Kapselgestalt und geographische Verbreitung die Merkmale, die darüber entscheiden, ob eine Pflanze zu den Pentasepalen oder zu der



Fig. 2. Variieren der Blüten. *V. Teucrium*: Nr. 78, 43, 82, 76. *V. austriaca* ssp. *dentata*: Nr. 121, 61, 142.

Nachbargruppe *Orientalis* zu stellen ist. Für praktische Zwecke der Systematik mag diese Grenzziehung gerechtfertigt sein. Ob sie vom Standpunkt einer natürlichen Systematik aus zu Recht besteht, muß erst durch weitere experimentelle und zytologische Untersuchungen geprüft werden.

***Veronica prostrata* L.**

Watzl bezeichnet diese Art als die relativ am meisten konstante. Typische Exemplare zeichnen sich aus durch ihren niederliegenden Wuchs, durch gestauchte Infloreszenz, durch blaßblaue bis weiße, relativ kleine Blüten mit oft schmalen Kronzipfeln, durch kahle Kelche und Kapseln, durch Kurzhaarigkeit von Stengel und

Blättern, endlich durch frühe Blütezeit (April/Mai) und durch extrem xerothermen Standort. In der Tat ist *V. prostrata* durch diese Merkmale auch gut charakterisiert. Allerdings finden wir nicht selten *prostrata*-ähnliche Formen, deren Zugehörigkeit zu dieser Art zweifelhaft ist. So tendieren z. B. die südwestdeutschen *prostrata*-Typen stark zur *V. austriaca* ssp. *dentata*, und bei der nach Watzl zu *V. Teucrium* gehörenden ssp. *Orsiniana* war man nie sicher, ob man es nicht mit *V. prostrata* zu tun hatte. Dasselbe trifft für *V. austriaca* ssp. *orbiculata* zu (s. S. 302).

Veronica Teucrium L.

Diese Art, synonym mit *V. latifolia* Lois., stellt in Deutschland einen wohlumschriebenen Typ dar, der in den Gebieten, wo *V. austriaca* ssp. *dentata* (s. u.) fehlt, nicht zu verwechseln ist. Es handelt sich in der Regel um aufrecht wachsende Pflanzen mit mittelgroßen, tiefblauen Blüten an — verglichen mit *V. prostrata* — verlängerten Blütentrauben. Kelche und Kapseln sind meist behaart. Die Blattgestalt ist sehr variabel (s. Fig. 1 u. 14). Trotzdem läßt sich die Blattbasis als Unterscheidungsmerkmal gegenüber der sehr ähnlichen *V. austriaca* ssp. *dentata* noch am besten verwenden. Römpp benützt sie in seiner Bestimmungstabelle ebenfalls als ausschlaggebend. Sie ist bei *V. Teucrium* herzförmig oder wenigstens abgerundet, während sie sich bei den lanzettlichen oder linealischen Blättern der ssp. *dentata* verschmälert. Außer der den Typus am besten charakterisierenden ssp. *pseudochamaedrys* Nym. gibt es drei weitere Unterarten: die durch die Filzigkeit von Stengel und Blättern, aber kahle Kelche und Kapseln, sowie durch gedrungene Blütentrauben ausgezeichnete ssp. *crinita* Vel. (Verbreitungsgebiet: Rumänien, Südslawien, Bulgarien); die mediterrane ssp. *Orsiniana* Watzl, die in Wuchs und Blütezeit sehr der *V. prostrata* gleicht, jedoch nach Watzl durch Blütenfarbe und -größe, durch Behaarung der Kelche und Kapseln leicht von dieser zu unterscheiden ist (Verbreitungsgebiet: Italien, Südfrankreich, Spanien); endlich noch die ssp. *altaica* Watzl, eine hochwüchsige Pflanze mit kleinen, schmalen Blättern, lockerblütigen Infloreszenzen, oft 4zipfeligen Kelchen und breiten Kronblättern.

Veronica austriaca L.

V. austriaca ist durch ihre ungeheure Vielgestaltigkeit die interessanteste der drei Arten. Sie ist sowohl mit *V. prostrata* wie auch mit *V. Teucrium* durch so viele Übergänge verbunden, daß die Grenze oft völlig verschwimmt. Am besten abgegrenzt ist noch die durch ihre geteilten Blätter ausgezeichnete ssp. *Jacquini* Maly. Auch ssp. *orbiculata* Maly stellt durch ihre in der Seitenansicht fast kreisrunden Kapseln (s. Fig. 22) und durch ihre geographische Beschränkung auf die gebirgigen Teile Südslawiens und Albaniens einen einigermaßen abgrenzbaren Typ dar. Um so größer sind aber die Schwierigkeiten bei der ssp. *dentata* Watzl. Typische Exemplare dieser Unterart sind durch schmale gezähnte oder gesägte Blätter mit verschmälertem Grund ausgezeichnet. Ein wesentliches Merkmal sieht Watzl auch in den ganzrandigen Blättern des Gipfeltriebes (Akladium). In Blüte, Kapsel und Behaarung bestehen keine Unterschiede gegenüber *V. Teucrium*. Die sehr starke Variabilität dieser Pflanze läßt aber in sehr vielen Fällen die Bestimmung unmöglich werden. In Deutschland trifft das insbesondere für die Pflanzen des Donaugebietes, des Rieses und der Rheinebene zu. Es ist hier in der Tat unmöglich, auf Grund von Merkmalen wie dem der Blattgestalt oder der Blütenbeschaffenheit Abgrenzungen zu treffen. Wenn wir nun bedenken, daß jede dieser Unterarten noch in mehrere Varietäten und diese

wieder in Subvarietäten und Formen zerlegt werden, dann ist es kaum mehr möglich, sich einigermaßen sicher hindurchzufinden.

Im folgenden sei eine tabellarische Zusammenstellung und kurze Charakteristik der wichtigsten Varietäten und Formen gegeben, die Watzl herausgearbeitet hat; bezüglich der Arten und Unterarten sei auf obige Beschreibung verwiesen.

	Merkmale	Verbreitung
<i>V. prostrata</i> L.		
f. <i>satureifolia</i> W. . . .	Bl. schmal, ganzrandig	im westl. Gebiet
var. <i>sibirica</i> W.	Pfl. gedrunken; Kelch randlich behaart	Rußland
<i>V. Teucrium</i> L.		
ssp. <i>pseudochamaedrys</i> Nym.		
f. <i>incisa</i> W.	Bl. tief eingeschnitten gezähnt	Oberitalien
f. <i>brachysepala</i> W. . .	Akladialbl. groß, Kelchzipfel kurz, Kronbl. breit	Elsaß (Weißenburg)
f. <i>lasiocalyx</i> W.	stärker behaart, vor allem Kelch und Kapsel	Siebenbürgen
var. <i>subfloccoso-tomentosa</i> Bornm.	hochwüchsig, weißlich wollig	bei Belgrad
ssp. <i>crinita</i> Vel.		
f. <i>bosniaca</i> W.	Pfl. gedrunken, Bl. klein	Bosnien
var. <i>thratica</i> Maly. . .	Bltnbl. schmal, spitz, rotviolett	Bosnien, Bulgarien, Serbien, Türkei
ssp. <i>Orsiniana</i> W.		
var. <i>canescens</i> Gautier	dicht grauhaarig	Frankreich, Belgien, Spanien
var. <i>Sennenii</i> Pau . . .	schmalblättrig	Kastilien
var. <i>catalaunica</i> Pau .	sehr niedrig	Katalonien
ssp. <i>altaica</i> W.		
<i>V. austriaca</i> L.		
ssp. <i>dentata</i> W.		
f. <i>praeterita</i> W.	Bl. ganzrandig	im ganzen Gebiet
var. <i>Teucrioides</i> Halacsy	Bl. breit, Kelch meist 4 zipfelig, kahl	Albanien
var. <i>macrodonta</i> W. . .	Pfl. niedrig, Bl. tiefgezähnt bis fiederschnittig, kurzhaarig, Kelch und Kapsel kahl, Blüten klein	Siebenbürgen
ssp. <i>Jacquini</i> Maly		
var. <i>pinnatifida</i> Koch .	Bl. einfach-gefiedert	im ganzen Gebiet
svar. <i>recta</i> W.	Kelch abstehend behaart, Blüten groß	Kleinasien
svar. <i>platyphylla</i> W.	Pfl. kräftig, stark behaart, Blüten groß	Kaukasus
var. <i>bipinnatifida</i> Koch	Bl. doppelt-gefiedert	im ganzen Gebiet
f. <i>Neiceffii</i> W.	stark behaart	Balkan
svar. <i>tenuis</i>	Pfl. schlank, schwach behaart, Kelch und Kapsel meist kahl	im ganzen Gebiet
f. <i>cana</i> W.	Stengel weißlich behaart, Kelch kahl	Bulgarien

	Merkmale	Verbreitung
ssp. <i>orbiculata</i> Maly		
var. <i>emarginata</i> Maly .	Kapseln ausgerandet, Bl. weniger stark geteilt, Akladialbl. oft ganzrandig	Bosnien, Montenegro, Albanien
f. <i>prenja</i> W.	Pfl. sehr gedrunken; oft nur eine pseudoterminal Blütentraube	Herzegowina

Vor Watzl hatte sich Kusnezow in einer 1897 erschienenen Arbeit ebenfalls an Hand von Herbarstudien mit den pentasepalen *Veronicae* befaßt. Kusnezow glaubte in Bastardierung die Ursache für die gesamte Mannigfaltigkeit zu sehen und beschreibt alle Übergangsformen als polymorphe Bastarde. Watzl tritt der Auffassung von Kusnezow entgegen und sieht den Hauptgrund für den Polymorphismus in der „eigentlichen Variation“ und den äußeren Einwirkungen (s. Watzl 1910, S. 14). Immerhin gibt auch Watzl Bastardierungsmöglichkeit zu und beschreibt selbst folgende Bastarde:

- V. Kernerii* W. = *V. prostrata* $\times$ *V. Teucrium* ssp. *Orsiniana*,
V. Janchenii W. = *V. prostrata* ∞ *V. austriaca* ssp. *dentata*,
V. Handelii W. = *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys* ∞ *V. austriaca* ssp. *dentata*,
V. Kusnezowii W. = *V. austriaca* ssp. *Jacquinii* ∞ *V. multifida* L.

Der Streit ist müßig, denn weder Kusnezow noch Watzl belegten ihre Meinungen durch Kreuzungsversuche, die in dieser Frage allein entscheidend sein können.

Diese kurze Darstellung der neueren systematischen Arbeiten zeigt, daß hier ein Polymorphismus vorliegt, zu dessen Verständnis uns die gewöhnliche systematische Methode mit Hilfe von Einzelmerkmalen und geographischer Verbreitung nicht mehr weiterhelfen kann. Hier lassen sich scharfe Grenzen zwischen den einzelnen Arten nicht mehr ziehen. Alle bisherigen Systemversuche haben unter diesen Schwierigkeiten gelitten. So wird durch vorliegende Arbeit versucht, die Frage nach den systematischen Verhältnissen durch eine experimentell-zytologische Bearbeitung auf eine reale Grundlage zu stellen. Der Wert der bisherigen systematischen Arbeiten wird dadurch nicht geschmälert. Sie waren notwendig, um die ganze Problematik erst aufzuzeigen. Und gerade auf die sehr gründliche Arbeit von Watzl wird jeder zurückgreifen müssen, der sich irgendwie mit den Pentasepalen befassen will.

III. Experimenteller Teil.

A. Die Versuchspflanzen.

1. Materialbeschaffung und Kulturmethode.

Das gesamte Versuchsmaterial stammt von natürlichen Standorten. Die einheimischen Pflanzen (*V. Teucrium* und *V. prostrata* Schwaben) habe ich im Frühjahr 1934 selbst gesammelt. Bei der Beschaffung des auswärtigen Materials war ich auf die freundliche Hilfe in- und ausländischer Botaniker angewiesen. Im wesentlichen erhielt ich das Material im Sommer 1934. Die Pflanzen wurden eingetopft und im hiesigen botanischen Garten weitergezogen. Im Großen und Ganzen hielten sich die Pflanzen bis zum Herbst 1935 sehr gut. Wesentliche Kulturschwierigkeiten stellten sich jedoch im Frühjahr 1936 ein. Das Ende Februar erfolgte Umtopfen war den Pflanzen sehr schädlich; sie kamen nur langsam ins Wachstum. Als besonders unangenehme Begleiterscheinung trat dann noch ein starker Pilzbefall auf, der durch das nasse Wetter begünstigt wurde. Herr Dr. Rabe hat den Pilz als *Peronospora grisea* bestimmt. Gerade die durch das Umtopfen geschwächten Pflanzen wurden davon besonders betroffen. Trotz Bekämpfung durch Einpinseln mit Kupferkalkbrühe und sofortiger Entfernung der befallenen Triebe gingen einige wichtige Stammpflanzen zugrunde (Nr. 66, 129, 141); andere gelangten im Frühjahr und Sommer 1936 nicht oder nur geschwächt zur Blüte. Dies war der Beschreibung der Pflanzen, die zum Teil in diesem Jahr vorgenommen werden mußte, sehr hinderlich. Ich war in diesen Fällen gezwungen, Pflanzen vom selben Fundort und gleichem Aussehen zur Beschreibung mit heranzuziehen. Glücklicherweise standen solche in jedem Falle zur Verfügung. Ich gebe dies bei der Beschreibung jeweils an. Die Abbildungen zeigen in der Regel die am natürlichen Standort gesammelten Pflanzen selbst. Nur in Ausnahmefällen mußte auf Zuchtmaterial zurückgegriffen werden.

Soweit zur Charakterisierung der Wuchsform der mittlere Blattabstand herangezogen wurde, bezieht er sich in der Regel auf die drei Internodien unterhalb der Infloreszenz. — Bei den Blattabbildungen wurden die Blätter so angeordnet, daß die obere Reihe die Blätter des fertilen Stengels bis zum Tragblatt, die untere Reihe die Blätter des Gipfeltriebes zur Darstellung bringt; wo nicht anders vermerkt, zeigen sie die Blätter in natürlicher Größe.

2. Beschreibung der Versuchspflanzen.

a) *Veronica prostrata* Ungarn.

Nr. 50. Fundort: Sandpußten der Fußtapeszér, Komitat Pest.

Gesammelt von Dr. A. Boros, Mai 1934.

Über die Zugehörigkeit zum Formenkreis der *V. prostrata* kann kein Zweifel bestehen: niederliegender Wuchs; geringe Behaarung; matte graugrüne Blätter; kleine weißliche Blüten (Fig. 21); kahle Kelche; relativ kleine kahle Kapseln (Fig. 22); frühe Blütezeit (Ende April bis Mitte Mai). Der Blattabstand, gemessen an den beiden oberen Internodien des fertilen Stengeltes, beträgt rund 2 cm, für *V. prostrata* relativ viel. Am Tragblatt fällt die ungleiche Bezeichnung auf (s. Fig. 3). In der Form halten sich die Blätter im Rahmen der Variationsbreite von *V. prostrata*; sie zeigen aber zugleich die Überschneidung mit der Blattform von *V. Teucrium* (Breite, herzförmiger Grund des Tragblattes). Un-

typisch ist die starke Verlängerung der Blütentraube und des Akladiums. Blüte mit extrem schmalen Kronzipfeln (s. Fig. 21). Griffel sehr dünn, Narbe wenig vom Griffel abgesetzt.



Fig. 3. *V. prostrata* Ungarn, Nr. 50.

Nr. 87. Fundort: Rodaun bei Wien.

Gesammelt von Prof. Dr. Watzl, Juni 1934.

Nr. 100. Fundort: bei Szár, Komitat Pest.

Gesammelt von Dr. A. Boros, Juni 1934.

Beide Pflanzen kommen dem Typus der *V. prostrata* noch näher als Nr. 50. Insbesondere trifft das für die österreichische Pflanze zu. Die Blütenblätter sind bei beiden Pflanzen noch schmaler als bei Nr. 50. Fig. 4 zeigt eine 1½-jährige Pflanze, die aus einem Samen der Stammpflanze Nr. 100 durch natürliche Bestäubung am Standort hervorgegangen ist. Auf-

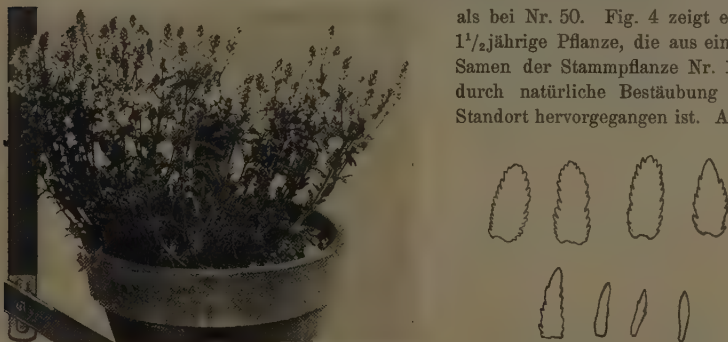


Fig. 4. *V. prostrata* Ungarn, Nr. 100.

fallend ist der aufrechte Wuchs dieser sonst gut mit *V. prostrata* übereinstimmenden Pflanze. Die Stammpflanze Nr. 100 ist niederliegend.

b) *Veronica prostrata* Schwaben.

Es handelt sich hier um eine Gruppe von Pflanzen aus dem schwäbischen Donauegebiet zwischen Immendingen und Beuron. In besonders schöner Ausbildung
Flora, Bd. 131.

findet man diesen Typ in der Umgebung des württembergischen Städtchens Fridingen, wo die fast rasenbildende Pflanze mit ihren zahlreichen tiefblauen Blütentrauben im April und Mai eine besondere Zierde der Trockenrasen bildet. Material dieses Typs stand mir reichlich zur Verfügung. Ich habe die Pflanze Ende April 1934 gesammelt und konnte sie, soweit Versuchspartner schon vorhanden waren, im Sommer 1934 noch zu Kreuzungszwecken verwenden.

Obwohl Blatt- und Blütenform beträchtlich variieren, handelt es sich um einen relativ sehr einheitlichen Typ. Seine Eigentümlichkeit liegt in der Zwischenstellung,

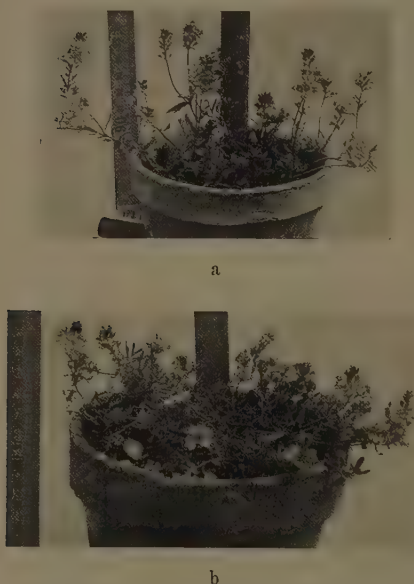


Fig. 5. a = *V. prostrata* Schwaben, Nr. 5 (Fundort: Fridingen); b = *V. prostrata* Schwaben, Nr. 29S. 1½-jährige Pflanze, aus der Stamm-pflanze Nr. 29 durch Selbstbestäubung hervorgegangen.

Dieses Beispiel zeigt, wie wichtig es ist, die jeweiligen Lokalverhältnisse zu kennen und wie schwierig, ja sogar meist unmöglich es ist, mit Hilfe von Einzelmerkmalen, auf die man beim Herbarstudium nun einmal angewiesen ist, zum Ziele zu kommen. Es hat eben bei solchen evolutiven Gruppen jede Gegend ihren eigenen Typ. Es wird dann immer nur mit Zwang möglich sein, den betreffenden Typ in dem bestehenden Schema unterzubringen.

V. prostrata Schwaben teilt mit *V. prostrata* Ungarn den niederliegenden Wuchs, die Stauchung der Blütentraube, Kahlheit von Kelch und Kapsel, frühe Blütezeit und den extrem xerothermen Standort. Die Blattform liegt innerhalb der Variationsbreite beider Arten. Fig. 6c zeigt die Blätter einer Fridinger Pflanze,

die er zwischen *V. prostrata* und *V. austriaca* ssp. *dentata* einnimmt. Watzl, dem ich die Pflanzen zur Begutachtung zusandte, spricht ebenfalls von Zwischenformen zwischen *V. prostrata* und ssp. *dentata*. Er stellt sie wegen des Übergewichtes der *prostrata*-Merkmale noch zu diesem Formenkreis. Die Ursache dieser Merkmalsvermischung sieht er in Bastardierung. Eine Pflanze, die durch höheren Wuchs und ganzrandige Akladiablätter stärker zu ssp. *dentata* hinneigte, bezeichnete er direkt als seine *V. Janchenii*, d. h. als Bastard *V. prostrata* $\times$ *V. austriaca* ssp. *dentata*. Wir werden auf diese Bastarde unten noch zu sprechen kommen (s. S. 321). In Wirklichkeit liegt diese Pflanze noch durchaus innerhalb der Variationsbreite des Typs; ihre Abweichungen sind standortsbedingt. Denn an schattigen Standorten, zwischen höherem Gras, sind die Pflanzen hochwüchsiger und lockerer beblättert, während sie an trockenheißen Stellen typisch prostraten Wuchs annehmen.

die durch teilweise ganzrandige Akladialblätter mehr zu *V. austriaca* ssp. *dentata* hinneigt. Die Beziehungen zu dieser Unterart und auch zu *V. Teucrium* erscheinen aber vor allem in den Blütenmerkmalen. Allerdings ist es bei der sehr großen Variabilität gerade in der Blütenform und -größe schwer, diese Beziehungen zahlenmäßig festzulegen. Ich habe unter meinen Versuchspflanzen in allen Formenkreisen Exemplare mit schmalen, andere mit breiten Kronzipfeln, Pflanzen mit kleinen, andere mit großen Blüten. Aberes läßt sich bei *V. prostrata* Schwaben doch eine Tendenz zu den großblumigen Arten ohne weiteres erkennen. Allerdings bleibt die durchschnittliche Blütengröße immer noch hinter der unserer großen und hochwüchsigen Formen zurück (s. Fig. 21). Die azurne Blütenfarbe stimmt jedoch vollkommen mit diesen überein. Ich gebe im folgenden noch eine Beschreibung meiner Pflanze Nr. 29.

Nr. 29. Fundort: Grünenberg bei Tuttlingen (Württ.), April 1934.

Xerophile, kalkliebende Pflanze mit zahlreichen niederliegenden-aufsteigenden Stengeln, oft ganze Rasen bildend; sterile Stengel stets niederliegend (s. Fig. 5 b). Stengel bis 10 cm lang, meist rötlich überlaufen, dünn, mit kurzen angedrückten Haaren. Blattabstand 0,9–1,1 cm. Blätter länglich oval-lanzettlich, in den Blattgrund verschmälert, die untersten kurz gestielt; schwach gezähnt, oberseits sehr schwach behaart, etwas glänzend, unterseits kahl. Infloreszenzen 2 oder 4, relativ kurz. Brakteen kürzer oder so lang wie der Blütenstiel, kahl-spärlich behaart, Blütenstiele behaart. Kelch 5zipfelig, der oberste Zipfel sehr klein; kahl. Krone mittelgroß, tiefblau, mit dunkelblauen Adern. Kronzipfel breit, die beiden seitlichen ungefähr ebenso breit, das untere etwa halb so breit wie das obere, sich am Grunde überdeckend. Filamente blau; Griffel dunkelblau, so lang wie die Staubblätter, dünn. Narbe wenig abgesetzt. Kapsel klein, ausgerandet, kahl (s. Fig. 22).

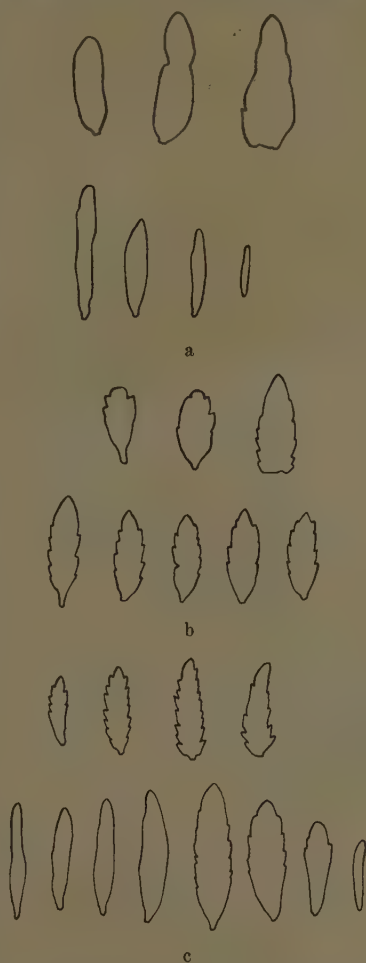


Fig. 6. Blattform von *V. prostrata* Schwaben.
a = Nr. 27; b = Nr. 29; c = Nr. 10.

Nr. 27. Vom selben Fundort wie Nr. 29. — Blätter nahezu ganzrandig (f. *saturei-folia* W., s. Fig. 6a). Blüte s. Fig. 21. In den übrigen Merkmalen wie Nr. 29.

c) *Veronica austriaca* ssp. *dentata*.

Nr. 61, 66. Fundort: Holheim östl. Nördlingen.

Gesammelt von Dr. K. Gauckler, Mai 1934.

Die Pflanze Nr. 66 ist leider im Frühjahr 1936 eingegangen. Ich muß mich daher bei der Beschreibung auf Nr. 61 beziehen. Nr. 66 war aber, wie auch die anderen Pflanzen aus dem Ries, der Nr. 61 sehr ähnlich.

Diese Pflanzen aus dem Ries gehören mit Sicherheit zum Formenkreis der ssp. *dentata*. Die schmalen eingeschnitten gezähnten Blätter (s. Fig. 8b) sind am Grunde abgerundet, die des Gipfeltriebes dagegen schmal und nahezu ganzrandig, nach Watzl ein gutes Merkmal für *V. austriaca* ssp. *dentata*. Kelche und Kapseln sind behaart, die Blütentrauben verlängert, die Blüten dunkelblau und groß, mit breiten Kronzipfeln (s. Fig. 2). Nr. 66 hat dagegen schmälere Kronblätter, die sich am Grunde nicht überdecken. Narbe groß und vom Griffel kopfig abgesetzt. Was die Pflanzen von den mir aus Ungarn und Südslawien bekannten Pflanzen vor allem unterscheidet, ist ihre relative Gedrungenheit; meine Exemplare waren maximal 20 cm hoch, während die ungarischen Pflanzen (Nr. 111, 119, 121) die doppelte Höhe erreichten.

Wegen ihrer Kleinheit wurden die Pflanzen des öfteren mit *V. prostrata* verwechselt. Der aufrechte Wuchs und der große Blattabstand



Fig. 7. *V. austriaca* ssp. *dentata*, Nr. 112.

sowie die oben genannten Merkmale lassen aber über ihre Zugehörigkeit zu ssp. *dentata* keinen Zweifel zu. Immerhin nähern sich manche der Riesformen im Habitus der *V. prostrata* Schwaben. Ob es sich dabei wirklich um verwandtschaftliche Beziehungen handelt, muß durch weitere Verbreitungsstudien untersucht werden. Ich habe bis jetzt keinen Anhaltspunkt dafür, daß *V. prostrata* Schwaben im Ries vorkommt.

Nr. 111. Fundort: Békő bei Belapatfahra, Komitat Borsod.

Gesammelt von Dr. A. Boros, Juli 1934.

Nr. 119, 121. Fundort: Szilvasvarad, Komitat Borsod.

Gesammelt von Dr. A. Boros, Juli 1934.

Die stattlichen, hochwüchsigen Pflanzen sind im Sommer 1936 nicht zum Blühen gekommen; ich muß daher in der Beschreibung zum Teil auf meine Pflanze Nr. 112 zurückgreifen, die vom selben Fundort stammt wie Nr. 111 und auch sonst weitgehend mit den Versuchspflanzen übereinstimmt. Fig. 7 zeigt einen Stengel von Nr. 112. Man beachte die große Länge des Internodiums unterhalb der Infloreszenz. Sie kann bis zu 7 cm betragen. Die Blätter von Nr. 111 u. 112 (Fig. 8 d) weichen

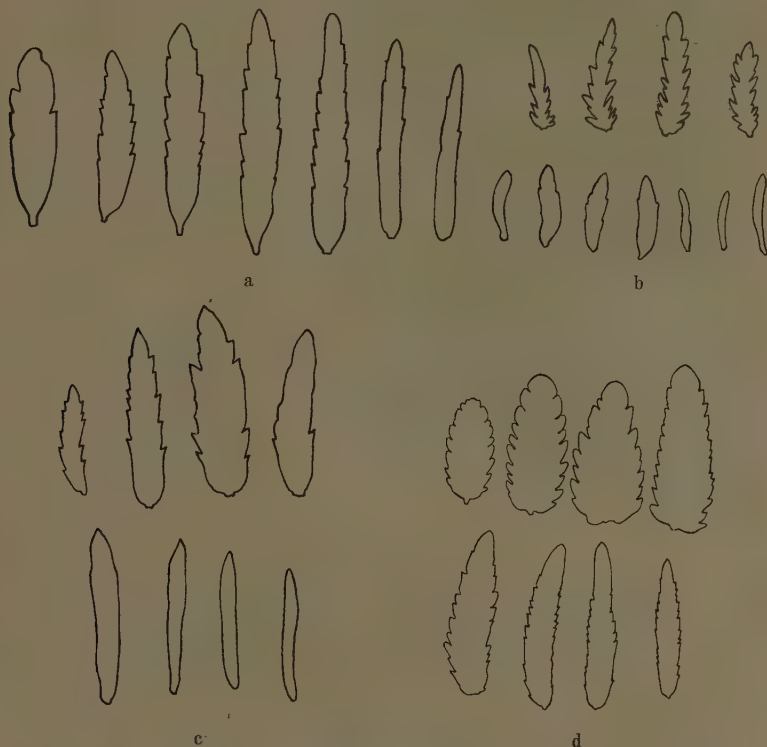


Fig. 8. *V. austriaca* ssp. *dentata*. Blattform von a = Nr. 142; b = Nr. 61; c = Nr. 63; d = Nr. 112 ($\frac{1}{2}$ nat. Gr.).

im Akladium vom Typus ab; die übrigen Blätter geben aber ein treffendes Bild von der Größe und der Bezahnung. Nr. 119 u. 121 haben dagegen völlig ganzrandige Akladiablätter. Sehr schwach ist die Behaarung der Blätter sowie der ganzen Pflanze. Die Blattunterseite ist, abgesehen von der Mittelrippe, überhaupt kahl, auf der glänzenden Oberseite finden sich nur vereinzelt kurze Härchen; der Blattrand ist kurz gewimpert. Kelche und Kapseln sind behaart (bei Nr. 112). Blüten dunkelblau, groß, mit breiten Kronblättern (s. Fig. 2 u. 21), Kapseln ebenfalls relativ groß (s. Fig. 22).

Nr. 142. Fundort: Vertesgebirge.

Gesammelt von Dr. A. Boros, April 1935.

Diese 30 cm hohe Pflanze verkörpert den Typus der ssp. *dentata* von allen meinen Versuchspflanzen am besten. Blattanstand etwa 3 cm. Blätter lineal-lanzettlich bis lineal, regelmäßig gezähnt, oberseits und randlich behaart (s. Fig. 8a). Akladialblätter ganzrandig. Kelch und Kapsel stark behaart.



a



b

Fig. 9. *V. austriaca* ssp. *Jacquini*, Nr. 46.

d) *Veronica austriaca* ssp. *Jacquini*.

Nr. 44. Fundort: Sandpußten der Pußtapeszér, Komitat Pest.

Gesammelt von Dr. A. Boros, Mai 1934.

Da die Blattgestalt das einzige ausschlaggebende Unterscheidungsmerkmal zwischen ssp. *dentata* und ssp. *Jacquini* ist, so handelt es sich bei meiner Pflanze Nr. 44 nicht um eine ganz typische ssp. *Jacquini*, sondern um eine Zwischenform nach ssp. *dentata* hin. Watzl spricht S. 61 von dem häufigen Vorkommen solcher Übergangsformen, vor allem da, wo die Verbreitungsgebiete aneinander stoßen. Kerner hat diese Formen als *V. bihariensis* beschrieben. Es ist mir bis jetzt nicht bekannt, ob ssp. *dentata* am Fundort vorkommt. Ich nehme an, daß es sich um einen Lokaltyp mit großer Variationsbreite handelt. Denn die anderen mir

zugänglichen Pflanzen vom Fundort (Nr. 45—49) sind nach der Blattgestalt durchweg gute Exemplare der ssp. *Jacquini* var. *pinnatifida* (s. Fig. 9; ich habe vom selben Fundort Exemplare mit noch stärker geteilten Blättern). Da Nr. 44 aber nach

Habitus und allen übrigen Merkmalen sicher zu dieser Sippe gehört, so dürfte es sich bei ihr um eine Variante in Richtung der ssp. *dentata* und nicht um einen Bastard handeln. Fig. 9 zeigt die Pflanze Nr. 46. Nr. 44 unterscheidet sich von ihr lediglich durch die etwas schwächer geteilten Blätter.

Nr. 131. Fundort: Trebevic bei Sarajevo.

Gesammelt von Kustos K. Maly, Juli 1934.

Typisches Exemplar der ssp. *Jacquini* var. *bipinnatifida*. Als Gebirgspflanze (1500 m) ist die Pflanze etwas gedrungener als Nr. 44 u. 141 (15—20 cm hoch). Typische Merkmale: aufrechter Wuchs, doppelt gefiederte Blätter, Behaarung von Kelch und Kapsel. Blütenform s. Fig. 21. Kapselform vom Typus abweichend; während sie, abgesehen von der ssp. *orbiculata*, bei allen meinen Versuchspflanzen $\pm$ herzförmig ist, ist sie hier rein oval (s. Fig. 22). Vielleicht kommt hierin eine Beziehung zu der ebenfalls um Sarajevo verbreiteten ssp. *orbiculata* mit kreisrunden Kapseln zum Ausdruck.

Nr. 141. Fundort: Dubski Dol (Belgrad-Visnjice).

Gesammelt von Inspektor Th. Soska, Aug. 1934.

Ebenfalls typische var. *bipinnatifida*. Von Nr. 131 unterscheidet sie sich durch höheren Wuchs und durch die noch stärkere Behaarung aller Teile. Vor allem sind die Kapseln sehr dicht behaart. Fig. 10 a zeigt zwei Stängel



a



b

Fig. 10. *V. austriaca* ssp. *Jacquini*, Nr. 141.

einer 1½-jährigen Pflanze, die aus einem durch Wildbestäubung am Fundort erhaltenen Samen stammt. Die Blütenform weicht von den vorhergehenden Formen durch geringere Größe und schmalere Kronblätter ab. Kapsel s. Fig. 22.

e) *Veronica austriaca* ssp. *orbiculata*.

Über die systematische Stellung dieser Unterart haben mehrfach Zweifel bestanden. Kerner stellt sie in die Nähe von *V. prostrata*, und Nyman hält sie sogar für synonym mit dieser. Maly, ein guter Kenner der illyrischen Flora, stellt sie dagegen in die Nähe der *V. austriaca*, und Watzl schließt sich ihm hierin an. Die Beziehungen zu *V. prostrata* liegen vor allem in dem niedrigen, allerdings auf-



a



b

Fig. 11. *V. austriaca* ssp. *orbiculata*.
a = Nr. 94; b = Blattform von Nr. 93.

rechten Wuchs, in der relativen Kleinheit der Blüten, der gegenüber *V. austriaca* helleren Blütenfarbe und den kahlen Kapseln. Auf *V. austriaca* weist dagegen die Blattform und der aufrechte Wuchs hin. Watzl sah sich vor allem durch das zahlreiche Auftreten von Übergangsformen zu ssp. *Jacquini* veranlaßt, sie zu *V. austriaca* zu stellen. Er leitet sie von ssp. *Jacquini* ab.

Nr. 93—98. Fundort: Grdonj bei Sarajevo.

Gesammelt von Kustos

K. Maly, Juni 1934.

Die Pflanzen stimmen mit den von Watzl als var. *emarginata* beschriebenen überein. Ich verzichte daher auf eine genaue Merkmalsbeschreibung und verweise auf Watzl, sowie Fig. 11. Auf folgende charakteristische Merkmale sei noch hingewiesen: Blütengröße etwa zwischen der durchschnittlichen von *V. prostrata* und *V. austriaca*, Blütenblätter schmal, vor allem das unterste (s. Fig. 21), sich am Grunde nicht überdeckend. Antheren einander genähert, Filamente $\pm$ parallel. (Dieses Merkmal besitzt von allen meinen Versuchspflanzen nur ssp. *orbiculata*.) Kapsel kreisrund, ausgerandet, kahl (s. Fig. 22).

f) *Veronica Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys*.

Nr. 52. Fundort: Lustnau bei Tübingen, Mai 1934.

Größe der Pflanze und Blattform (breit, herzförmiger Grund, Bezeichnung der Aklialblätter) machen diese Pflanze zur typischen *V. Teucrium*. Sie entspricht dem Normaltyp der in Deutschland an trockenen, kalkigen Standorten verbreiteten ssp. *pseudochamaedrys*. Stengel zahlreich, aufsteigend-aufrecht, 25 cm lang, stark behaart, rötlich überlaufen. Länge des letzten Internodiums 4—5 cm, das vorletzte 2—3 cm. Blattform s. Fig. 14a. Deckblätter kahl, kürzer als die behaarten Blüten-

stiele. Krone dunkelblau, Kronzipfel breit, sich am Grunde überdeckend. Griffel länger als die Staubblätter; Narbe groß, deutlich vom Griffel abgesetzt. Kelch und Kapsel kahl (untypisch!). Die Kapselform entspricht derjenigen von Nr. 54 in Fig. 22.

Nr. 58. Fundort: Lustnau bei Tübingen, Mai 1934.

Die Pflanze stimmt im wesentlichen mit Nr. 52 überein, ist jedoch etwas gedrungener, hat kleinere Blätter (s. Fig. 14b) sowie stark behaarte Kelche und Kapseln.

Nr. 31. Fundort: Immen- dingen bei Tuttlingen (Württbg.), April 1934.

Nr. 31 unterscheidet sich von Nr. 52 durch die mehr zugespitzten, etwas kleineren, scharf gesägten Blätter (s. Fig. 14c). Blüte s. Fig. 21. Kelche behaart, Kapseln jedoch kahl.

Nr. 43. Fundort: Trochtelfingen, Juni 1934.

Diese schöne Pflanze stammt von der Schwäbischen Alb und gehört ebenfalls mit Bestimmtheit zum Formenkreis der *V. Teucrium*. In einigen Merkmalen weicht sie allerdings vom Typus der ssp. *pseudochamaedrys* ab. Ihr hervorstechendstes Merkmal ist ihre starke Gedrungenheit, mit der sich eine außerordentliche Üppigkeit in der Zahl der Triebe wie auch in



Fig. 12. *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys*, Nr. 52.



Fig. 13. *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys*, Nr. 43.

der Beblätterung verbindet. Die Pflanze hat sich während der ganzen Zeit der Kultur als sehr vital erwiesen. Die Umpflanzung im Febr. 1936, die für die meisten meiner Versuchspflanzen sehr nachteilig war, hat sich bei ihr kaum ausgewirkt. Am Fundort wuchs die Pflanze auf einem kaum benützten Fahrweg

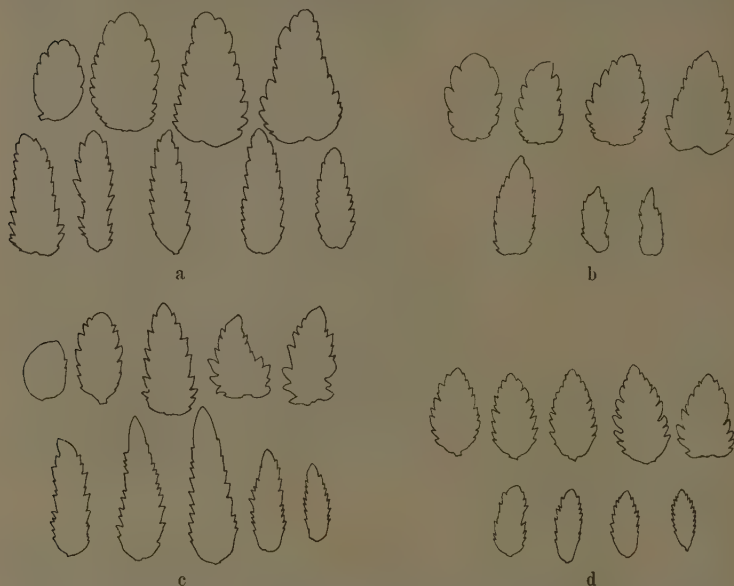


Fig. 14. Blattform von *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys*. a = Nr. 52; b = Nr. 58; c = Nr. 31 S (durch Selbstung der Stammpflanze Nr. 31 erhalten); d = Nr. 43. ($\frac{1}{3}$ nat. Gr.)

zwischen grobem Schotter. Ich gebe die Pflanze in Fig. 13 wieder. Abweichende Merkmale: Blattabstand 1,5–2 cm; Stengel stark behaart, Blätter oberseits kahl, am Rande und unterseits behaart. Blattform s. Fig. 14 d. Kronblätter breit, azur (s. Fig. 2), Kelch kahl; Kapsel fast kahl, klein (s. Fig. 22).

B. Selbstbestäubungen.

Die Isolierung wurde entweder durch Umhüllung der Blütentrauben mit Gaze-säckchen oder durch Unterbringung der ganzen Pflanzen in mit Gaze bespannten Isolierkästen erreicht. Da die Bestäubung ausschließlich durch Hymenopteren und Schwebfliegen besorgt wird, so ist die Sauberkeit der Isolierung gewährleistet.

Die Selbstbestäubungen ergaben einen außerordentlich hohen Grad von Selbststerilität. Dabei ist es nicht gleichgültig, ob die isolierten Blüten einfach sich selbst überlassen bleiben, oder ob sie wirklich bestäubt werden. Das erstere Verfahren, das bei den im Isolierkasten ausgeführten Kreuzungen als Parallelversuch immer neben dem Haupt-

versuch herging, ergab mit Ausnahme von *V. Teucrium* Nr. 43 in keinem Fall irgendwelchen Samenansatz. Autogamie dürfte also auch in der freien Natur bei diesen Pflanzen nicht vorkommen. Dieser Befund wurde für das Kreuzungsverfahren wichtig (s. S. 306). Außerdem wurde aber noch jede Versuchspflanze selbstbestäubt. Der Grad der Selbststerilität zeigte sich dabei verschieden. Häufig ergab sich völlige Selbststerilität; sie stellt sogar den regulären Fall dar. Bei den Selbstungen, die Samen ansetzten, blieb die Kapselbildung stets auf vereinzelter Blüten beschränkt. Die Kapseln enthielten dann in der Regel nur einen einzigen, sehr selten zwei oder gar drei Samen.

Die folgende Zusammenstellung gibt die genauen Ergebnisse aller Selbstungen wieder:

	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der erhaltenen Kapseln	Gesamtzahl der Samen
<i>V. prostrata</i> Ungarn			
Nr. 50	50	0	0
Nr. 87	—	—	steril ¹⁾
<i>V. prostrata</i> Schwaben			
Nr. 10	50	0	0
Nr. 11	—	—	steril
Nr. 14	—	—	steril
Nr. 21	8	0	0
Nr. 27	20	0	0
Nr. 29	16	4	9
Nr. 37	9	1	1
<i>V. austriaca</i> ssp. <i>dentata</i>			
Nr. 61	10	2	2
Nr. 66	30	2	1
Nr. 111	30	3	5
Nr. 119	40	4	4
Nr. 121	—	—	steril
Nr. 142	9	2	1
<i>V. austriaca</i> ssp. <i>Jacquini</i>			
Nr. 44	25	1	0
Nr. 129	—	—	steril
Nr. 131	3	0	0
Nr. 141	18	1	1
<i>V. austriaca</i> ssp. <i>orbiculata</i>			
Nr. 93	30	0	0
Nr. 95	25	0	0
Nr. 97	7	0	0
<i>V. Teucrium</i> ssp. <i>pseudochamaedrys</i>			
Nr. 31	147	59	165
Nr. 41	—	—	steril
Nr. 43	Die Pflanze lieferte ohne Bestäubung bei über 200 Blüten 12 Kapseln, die je 1 Samen enthielten.		
Nr. 52	18	0	0
Nr. 58	9	7	7
Nr. 74	10	7	7
Nr. 76	75	25	30

1) Bei den als „steril“ bezeichneten Selbstungen wurde die Zahl der Blüten nicht gezählt. Samen wurden nicht erhalten.

Zusammenfassung: *V. prostrata* Ungarn und *V. austriaca* ssp. Jacquinii und ssp. *orbiculata* zeigten sich vollständig selbststeril. *V. prostrata* Schwaben, *V. austriaca* ssp. *dentata* und *V. Teucrium* lieferten zum Teil in verschiedener Häufigkeit vereinzelt Kapseln, die in der Regel nur einen einzigen Samen enthielten. Eine Ausnahme machte *V. Teucrium* Nr. 31, die bei einem Kapselansatz von 40% mit drei Samen pro Kapsel eine relativ hohe Fertilität aufwies.

C. Kreuzungsversuche.

1. Methode.

Über die Isolierung s. S. 304. Da die Selbstungen im Frühjahr 1934 nahezu vollständige Selbststerilität ergaben, wurde später auf die Kastration verzichtet, was das Kreuzungsverfahren außerordentlich vereinfachte. Der parallel ausgeführte Selbstungsversuch rechtfertigte dieses Verfahren in allen Fällen. Die Möglichkeit, daß unter den erhaltenen Samen sich autogam entstandene befinden, dürfte somit ausscheiden.

Ob sich Kapseln entwickeln, zeigt sich schon wenige Tage nach der Bestäubung. Auch läßt sich der Samenansatz schon nach etwa 14 Tagen an der sich entwickelnden Kapsel beurteilen; denn im durchscheinenden Licht kann man die Größe der Samen erkennen. So ist also schon nach kurzer Zeit die Entscheidung möglich, ob die Kreuzung normal verläuft oder ob Störungen vorliegen. Dies ist, wie wir später sehen werden, für Rückschlüsse auf die chromosomalen Verhältnisse wichtig.

Die Kreuzungen wurden stets in beiden Richtungen ausgeführt. Reziproke Unterschiede in der Samenbildung gebe ich jeweils an. „Kreuzung negativ“ bedeutet, daß die Kreuzung normalerweise keinen Samen liefert. Dies schließt nicht aus, daß ausnahmsweise doch einmal vereinzelt Samen gebildet werden könnten. Leere Kapseln bzw. solche mit völlig verkümmerten, oft staubfeinen, nicht keimfähigen Samen wurden bei allen Kreuzungen, also auch bei den „negativen“ regelmäßig gebildet.

2. Die einzelnen Kreuzungen.

a) *Veronica prostrata* Ungarn (Nr. 50, 87, 100).

1. $\times$ *V. prostrata* Schwaben (Nr. 1, 13).

Es wurden im ganzen 36 Blüten bestäubt. — Negativ.

(Diese Bestäubung wurde im Mai 1935 von Frl. G. Saur ausgeführt.)

2. $\times$ *V. austriaca* ssp. *dentata* (Nr. 61, 111, 119, 121, 142).

152 Blüten. — Negativ.

Lediglich von 20 bestäubten Blüten der Kreuzung Nr. 121 $\times$ Nr. 50 erhielt ich in zwei normal entwickelten Kapseln 2 Samen, die durch ihre außergewöhnliche Größe auffielen. Die Samen waren keimfähig. Die Bastarde wachsen heran.

3. $\times$ *V. austriaca* ssp. *Jacquinii* (Nr. 44, 131).

51 Blüten. — Negativ.

4. $\times$ *V. austriaca* ssp. *orbiculata* (Nr. 93).

30 Blüten. — Negativ; s. auch e 2.

5. $\times$ *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys* (Nr. 52, 58).

38 Blüten. — Negativ.

Zusammenfassung: Die aus Österreich und Ungarn stammenden typischen Exemplare der *V. prostrata* lassen sich mit keiner der übrigen von mir verwendeten Arten und Unterarten der Gruppe *Pentasepala* kreuzen. Angesichts der Tatsache, daß in der Literatur immer wieder von Bastarden zwischen *V. prostrata* einerseits, *V. austriaca* und *V. Teucrium* andererseits die Rede ist, ist dieses Ergebnis überraschend. Daß die ungarischen Pflanzen sich nicht einmal mit den zum selben Formenkreis gehörenden Pflanzen aus Schwaben kreuzten, weist auf eine tiefgehende innere Uneinheitlichkeit der *V. prostrata* hin. Der merkwürdige Befund fand durch die zytologische Untersuchung seine Klärung (s. S. 312 ff.).

b) *Veronica prostrata* Schwaben (Nr. 1, 13, 27, 29, 32).

1. Unter sich gekreuzt, lieferten die Pflanzen durchweg normalen Samenansatz.
2. $\times$ *V. prostrata* Ungarn (Nr. 50); s. a 1. — Negativ.
3. $\times$ *V. austriaca* ssp. *dentata* (Nr. 61, 111, 119, 142).

Durch die Zwischenstellung der *V. prostrata* Schwaben zwischen *V. austriaca* ssp. *dentata* und der typischen *V. prostrata* waren diese Kreuzungen von besonderem Interesse. Deshalb wurden die Pflanzen Nr. 27 und Nr. 32 mit den verschiedensten mir zur Verfügung stehenden Typen der ssp. *dentata* gekreuzt. Alle, im ganzen an 73 Blüten durchgeführten Bestäubungen verliefen jedoch negativ, auch die Kreuzung mit der Form aus dem Ries, die der *V. prostrata* Schwaben relativ am nächsten steht.

4. $\times$ *V. austriaca* ssp. *orbiculata* (Nr. 97).

Zu dieser Kreuzung wurden meine Tuttlinger Pflanze Nr. 27 und die aus der Umgebung von Sarajevo stammende Pflanze Nr. 97 verwendet. Mit Nr. 27 als Mutter wurde völlig normaler Samenansatz erzielt. Die Kapseln enthielten durchschnittlich je 7 Samen. Der Prozentsatz der gekeimten Samen beträgt 73. Bei der reziproken Kreuzung enthielten die Kapseln durchschnittlich drei schwärzliche und oft mißgestaltete Samen, die nur zu 13% Keimlinge lieferten.

Das Ergebnis der Kreuzung ist folgendes:

	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der erhaltenen Kapseln	Gesamtzahl der Samen
Nr. 27 $\times$ Nr. 97	16	12	78
reziprok	13	10	29.

5. $\times$ *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys* (Nr. 31, 41, 43, 58, 69).

Diese Kreuzungen wurden im Sommer 1934 in großer Zahl an kastrierten Blüten ausgeführt. Die dabei verwendeten Pflanzen von *V. Teucrium* weisen unter sich erhebliche Unterschiede auf und stammen aus verschiedenen Gegenden Württembergs. Die Kreuzungen verliefen durchweg negativ. Bei der Kreuzung Nr. 31 $\times$ Nr. 27 enthielten von 18 Kapseln 4 je einen einzigen normal gestalteten Samen. Die reziproke Kreuzung ergab keinen Samenansatz. Die vermutlichen Bastarde wachsen heran. Ebenso lieferte die Kreuzung Nr. 58 $\times$ Nr. 29 einen normalen Samen.

Zusammenfassung: Die Kreuzungen mit *V. prostrata* Schwaben lieferten vor allem zwei wichtige Ergebnisse: 1. das negative Kreuzungsergebnis der *V. prostrata* Ungarn, 2. das positive Kreuzungsergebnis mit *V. austriaca* ssp. *orbiculata*. Die erste Tatsache weist auf eine verwandtschaftliche Trennung von *V. prostrata* Ungarn hin. Die zweite Tatsache zeigt dagegen verwandtschaftliche Beziehungen zu *V. austriaca* ssp. *orbiculata* auf. Die auf Grund äußerer Ähnlichkeit von Watzl und mir vermutete Beziehung zu *V. austriaca* ssp. *dentata* erhielt durch den Versuch keine Bestätigung. Dagegen läßt der verschiedene Kreuzungsbefund mit den beiden verwendeten Unterarten der *V. austriaca* auf eine wesentliche Verschiedenheit zwischen diesen beiden Subspezies schließen. Die folgenden Untersuchungen bestätigen diesen Schluß.

c) *Veronica* ssp. *dentata* (Nr. 61, 66, 111, 119, 121, 142).

1. Die Kreuzungen innerhalb des Formenkreises der ssp. *dentata* ergaben normalen Samenansatz.
2. $\times$ *V. prostrata* Ungarn (Nr. 50); s. a 1. — Negativ.
3. $\times$ *V. prostrata* Schwaben s. b 3. — Negativ.
4. $\times$ *V. austriaca* ssp. *Jacquini* (Nr. 44, 131).

Es wurden gekreuzt Nr. 111 $\times$ Nr. 131 und Nr. 119 $\times$ Nr. 44 jeweils in beiden Richtungen. Die Kreuzung glückte nur mit ssp. *Jacquini* als Mutter. Die Ursache des Mißlingens in der umgekehrten Richtung ist mir unklar.

Ergebnis:

	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der erhaltenen Kapseln	Gesamtzahl der Samen
Nr. (111, 119) $\times$ Nr. (44, 131) .	26	19	0
reziprok	15	11	135
Kreuzung positiv.			

5. $\times$ *V. austriaca* ssp. *orbiculata* (Nr. 93, 95).

Es wurden vier verschiedene Kreuzungen ausgeführt (Nr. 61 $\times$ Nr. 93, Nr. 111 $\times$ Nr. 93, Nr. 119 $\times$ Nr. 95, Nr. 142 $\times$ Nr. 93) mit im ganzen 104 Blüten. Kreuzung in allen Fällen negativ.

6. $\times$ *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys* (Nr. 52).

Ergebnis der verschiedenen Kreuzungen:

	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der erhaltenen Kapseln	Gesamtzahl der Samen	durchschnittliche Samenzahl pro Kapsel	Prozentzahl der gekeimten Samen
Nr. 111 $\times$ Nr. 52 . .	12	6	0	0	—
reziprok	15	15	210	14,0	63
Nr. 119 $\times$ Nr. 52 . .	20	16	150	9,4	82
reziprok	9	9	134	14,9	77
Nr. 142 $\times$ Nr. 52 . .	11	11	66	6,0	17
reziprok	14	14	196	14,0	60

Abgesehen von der Kreuzung Nr. 111 $\times$ Nr. 52 (Mutterpflanze geschwächt!) ergaben die Kreuzungen also normale Samenzahlen. Trotzdem kann die Kreuzung nicht als normal bezeichnet werden. Die unter sich relativ einheitlichen Samen waren nämlich durchweg viel kleiner als Samen von

artgleichen Eltern. Immerhin betrug die Keimfähigkeit durchschnittlich 70% (mit Ausnahme der Kreuzung Nr. 142 $\times$ Nr. 52), ist also noch durchaus normal zu nennen.

Zusammenfassung: *V. austriaca* ssp. *dentata* läßt sich kreuzen mit *V. austriaca* ssp. *Jacquini* (nach dem bisherigen Ergebnis allerdings nur mit *V. Jacquini* als Mutter) und mit *V. Teucrium*. Letztere Kreuzung verläuft bezüglich Samenzahl normal; die Samen haben aber nur ungefähr halbnormale Größe, sie sind jedoch in der Mehrzahl keimfähig. Alle übrigen Kreuzungen verliefen negativ.

d) *Veronica austriaca* ssp. *Jacquini* (Nr. 44, 129, 131).

1. Die Bestäubungen der Pflanzen unter sich ergaben normalen Samenansatz.
2. $\times$ *V. prostrata* Ungarn s. a 3. — Negativ.
3. $\times$ *V. austriaca* ssp. *dentata* s. c 4. — Positiv; reziproke Unterschiede im Samenansatz.
4. $\times$ *V. austriaca* ssp. *orbiculata* (Nr. 96).

Diese Kreuzung war deshalb von besonderem Interesse, weil Watzl wegen der Blattform beide Unterarten in nahe genetische Beziehung bringt. Das Ergebnis der Kreuzung (Nr. 129 $\times$ Nr. 96 und reziprok) war jedoch negativ. Es wurden im ganzen 34 Blüten bestäubt. Es wurden Kapseln gebildet, aber die Samen waren auf sehr frühem Stadium verkümmert.

5. $\times$ *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys* (Nr. 52). †

	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der erhaltenen Kapseln	Gesamtzahl der Samen	durchschnittliche Samenzahl pro Kapsel	Prozentzahl der gekeimten Samen
Nr. 44 $\times$ Nr. 52	8	8	77	9,6	67
reziprok.	19	19	194	10,2	64
Nr. 131 $\times$ Nr. 52	15	7	64	9,1	74
reziprok.	17	11	108	9,8	14

Dieses Kreuzungsergebnis entspricht demjenigen bei der Kreuzung zwischen ssp. *dentata* und *V. Teucrium*. Bezüglich der Kapselbildung und Samenzahl verlief die Kreuzung normal, die Samen waren jedoch in Form und Größe sehr unterschiedlich. Von völlig verkümmerten, als Samen kaum mehr erkenntlichen schwarzen Gebilden bis zu nahezu normalen Samen waren alle Zwischenstufen vorhanden. Ganz normale Samen wurden nicht erhalten; sofern sie normale Größe hatten, waren sie mißgestaltet (eckig, verbacken usw.). Doch überrascht auch hier der hohe Prozentsatz der gekeimten Samen.

Zusammenfassung: Normal verlief allein die Kreuzung mit ssp. *dentata* und diese nur mit ssp. *Jacquini* als Mutter. Außer mit *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys* ließ sich die ssp. *Jacquini* mit nichts kreuzen, auch nicht mit der ssp. *orbiculata*, die der vorliegenden Unterart am nächsten stehen soll. Die Kreuzung mit *V. Teucrium* verlief bezüglich der Samenzahl normal, lieferte aber mißgestaltete oder kleinere Samen. Die ssp. *Jacquini* stimmt somit in ihrem gesamten Verhalten mit der ssp. *dentata* überein.

e) *Veronica austriaca* ssp. *orbiculata* (Nr. 93, 95, 96, 97).

1. Die Pflanzen dieser Unterart unter sich gekreuzt ergaben normalen Samenansatz.
2. $\times$ *V. prostrata* Ungarn s. a 4. — Negativ. Von insgesamt 4 erzielten Samen haben 2 gekeimt.
3. $\times$ *V. prostrata* Schwaben s. b 4. — Positiv.
4. $\times$ *V. austriaca* ssp. *dentata* s. c 5. — Negativ.
5. $\times$ *V. austriaca* ssp. *Jacquini* s. d 4. — Negativ.
6. $\times$ *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys* (Nr. 52). — 36 Blüten. Negativ.

Zusammenfassung: *V. austriaca* ssp. *orbiculata* läßt sich mit *V. prostrata* Schwaben kreuzen. Die Kreuzung mit *V. prostrata* Ungarn verläuft im allgemeinen negativ, doch konnten vier vereinzelt Samen erhalten werden. Alle übrigen Kreuzungen waren ohne Erfolg.

f) *Veronica Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys* (Nr. 31, 43, 52, 58).

1. Unter sich gekreuzt sind die Pflanzen normal fertil.
2. $\times$ *V. prostrata* Ungarn s. a 5. — Negativ.
3. $\times$ *V. prostrata* Schwaben s. b 5. — Negativ. — Im ganzen 5 keimfähige Samen.
4. $\times$ *V. austriaca* ssp. *dentata* s. c 6. — Positiv. — Samen klein.
5. $\times$ *V. austriaca* ssp. *Jacquini* s. c 5. — Positiv. — Samen mißgestaltet.
6. $\times$ *V. austriaca* ssp. *orbiculata* s. e 6. — Negativ.

Zusammenfassung: *V. Teucrium* lieferte mit keiner der übrigen zur Verfügung stehenden Arten und Unterarten ein normales Kreuzungsverhältnis. Zwar sind die aus den Kreuzungen *V. austriaca* ssp. *dentata* und ssp. *Jacquini* in normaler Zahl erhaltenen Samen keimfähig, sie sind aber stets kleiner und oft mißgestaltet. Die übrigen Kreuzungen verliefen negativ.

Die folgende Tabelle faßt die gesamten Kreuzungsergebnisse nochmals zusammen.

D. Besprechung der experimentellen Ergebnisse.

Als wichtigstes Ergebnis geht aus den Kreuzungsversuchen die Tatsache der Begrenztheit der Kreuzungsmöglichkeiten hervor. Wir haben gesehen, daß normale Bastardierung nur möglich ist zwischen *V. austriaca* ssp. *dentata* und ssp. *Jacquini*, zwischen *V. austriaca* ssp. *orbiculata* und *V. prostrata* Schwaben, ferner noch zwischen *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys* und *V. austriaca* ssp. *dentata* und ssp. *Jacquini*, wobei sich allerdings Störungen in der Samenbildung ergaben. Es lassen sich auf Grund dieser Ergebnisse bereits wesentliche systematische Folgerungen ziehen. Diese sollen jedoch erst im Zusammenhang mit den chromosomalen Ergebnissen besprochen werden.

♀ \ ♂	V. prostr. Ungarn	V. prostr. Schwaben	V. austr. ssp. dent.	V. austr. ssp. Jacqu.	V. austr. ssp. orb.	V. Teu- crium ssp. pseudoch.
V. prostr. Ungarn		---	---	---	---	---
V. prostr. Schwaben	---		---		+++	---
V. austr. ssp. dent.	(-+-)	---		---	---	+--+
V. austr. ssp. Jacqu.	---		+++		---	+--+
V. austr. ssp. orb.	-+-	+--+	---	---		---
V. Teucrium ssp. pseudocham.	---	-+-	+--+	+--+	---	

+++ = Samenanatz normal.

++- = normale Samenzahl, Samen kleiner oder mißgestaltet.

-+- = nur vereinzelte Samen ausgebildet.

--- = kein Samenanatz.

Bei der morphologischen Einheitlichkeit der Gruppe und den von manchen Autoren immer wieder vermuteten Bastarden wirkt dieser Befund überraschend. Er setzt uns in die Lage festzustellen, zwischen welchen Formen wir in der Natur Bastarde zu erwarten haben. Kommen z. B. an einem Fundort *V. austriaca* ssp. *dentata* und ssp. *Jacquini* gemeinsam vor, so sind bei gleicher Blütezeit Bastarde zwischen ihnen mit Sicherheit zu erwarten. Ebenso müssen wir in Gegenden gemeinsamen Vorkommens — und das dürfte meistens der Fall sein — mit Bastarden zwischen den ebengenannten beiden Unterarten und *V. Teucrium* rechnen. Ob unserer *V. prostrata* Schwaben entsprechende Formen im Gebiet der *V. austriaca* ssp. *orbiculata* vorkommen, ist mir bis jetzt nicht bekannt. Sollte es zutreffen, so wird man in Bosnien und den angrenzenden Verbreitungsgebieten der ssp. *orbiculata* auf entsprechende Bastarde achten müssen. Bei allen anderen Kombinationen scheinen Bastarde kaum wahrscheinlich. Annäherungsformen dürften nur extreme erbliche oder nur modifizierte Varianten der einen oder der anderen Art sein.

Freilich, ganz in Abrede stellen dürfen wir die Hybridisierung auch in diesen Fällen nicht. Es hat sich ja bei den Versuchen gezeigt, daß immer wieder einmal bei normalerweise negativen Kreuzungen vereinzelte Samen gebildet werden können. Und was sich im Experiment erreichen läßt, vermag die Natur erst recht zu leisten. Wir haben ja seit der experimentellen Erzeugung von „guten“ Arten (vgl. Münt-

zings *Galeopsis*-Kreuzungen u. a.) begründeten Anlaß, gerade diesen Fällen eine wesentliche Bedeutung für die Artbildung zuzuschreiben.

Selbstverständlich handelt es sich bei allen diesen Folgerungen nur um Wahrscheinlichkeitsbetrachtungen. Für endgültige Schlüsse ist das verwendete Untersuchungsmaterial noch viel zu begrenzt. Wir wissen ja bis jetzt nur wenig darüber, wie weit die Einheitlichkeit der einzelnen Typen reicht. Die Erfahrungen mit den verschiedenen *Veronicae prostratae* warnen uns, mit Schlußfolgerungen voreilig zu sein. Auch wäre die Anstellung von Kreuzungen unter verschiedenen Außenbedingungen sehr wesentlich. Eine endgültige Entscheidung wird sich erst treffen lassen, wenn eine einigermaßen ausreichende Zahl von Lokaltypen experimentell bearbeitet ist. Daß bis zur Erreichung dieses Zieles noch viel Arbeit zu leisten ist, liegt bei dem großen Formenreichtum der Pentasepalen auf der Hand.

IV. Zytologischer Teil.

A. Methodik.

Zur Feststellung der Chromosomenzahlen wurden sowohl somatische Teilungen in den Anlagen der Blütenknospen sowie die generativen Teilungen in den Pollenmutterzellen (P. M. Z.) verwendet. Leider wurden die Knospen der spätblühenden Arten und Unterarten in zu jungem Zustand fixiert, so daß ich mich in diesen Fällen auf die bloße Feststellung der Diploidzahl an Hand somatischer Teilungen beschränken mußte. Zur Fixierung wurde das für *Veronica* bewährte Alkohol-Eisessig-Gemisch (nach Carnoy) verwendet. Die 8–10 μ dicken Schnitte wurden nach der Heidenhain-Färbung weiterbehandelt. Verklumpungserscheinungen, wie sie von Huber, Graze, Hofelich und Schlenker beobachtet wurden, traten bei meinen Objekten nicht auf.

Die Vergrößerung der Zeichnungen ist rund 2000fach. Beim Druck wurden die Zeichnungen auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.

B. Untersuchung der einzelnen Arten.

a) *Veronica prostrata* Ungarn (Nr. 50, 87).

Bei meiner Hauptversuchspflanze Nr. 50 konnte der gesamte Teilungsablauf in den P. M. Z. verfolgt werden. Es wurden von der frühen Diakinese an in jedem Stadium 8 Chromosomen gezählt (Fig. 15). Die Teilung bietet keine Besonderheiten und verläuft so, wie sie von Huber und den späteren Bearbeitern der *Veronica*-Zytologie beschrieben worden ist.

Fig. 15 a zeigt eine somatische Platte mit $2n = 16$ Chromosomen.

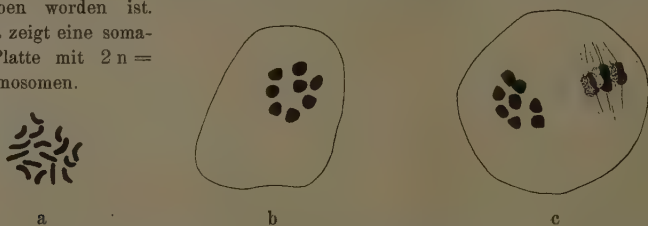


Fig. 15. *V. prostrata* Ungarn, Nr. 50. a = somatische Kernplatte; b = heterotype Metaphase; c = homöotype Metaphase.

Bei Nr. 87 von Rodaun bei Wien wurden bei der Reduktionsteilung ebenfalls 8 Chromosomen gezählt.

b) *Veronica prostrata* Schwaben (Nr. 27, 10).

Auch hier diente als Untersuchungsobjekt meine Hauptversuchspflanze Nr. 27. Es konnten einwandfrei 16 Chromosomen festgestellt werden. Es handelt sich also offenbar um eine tetraploide Form. Die zytologische Analyse hat dafür weitere Anhaltspunkte gebracht. Es treten in der Diakinese ringförmige Quadrivalente auf. In Fig. 16f sind mehrere Quadrivalente isoliert gezeichnet. Fig. 16e stellt eine P. M. Z. in der späten Diakinese dar. Der Kern enthält hier 12 Bivalente und 2 Quadrivalente; um die einzelnen Komplexe klarer hervortreten zu lassen, wurden die sich überdeckenden Einheiten auseinandergezogen; der Kern ist deshalb im Umriß etwas zu groß gezeichnet. Das Auftreten von zwei

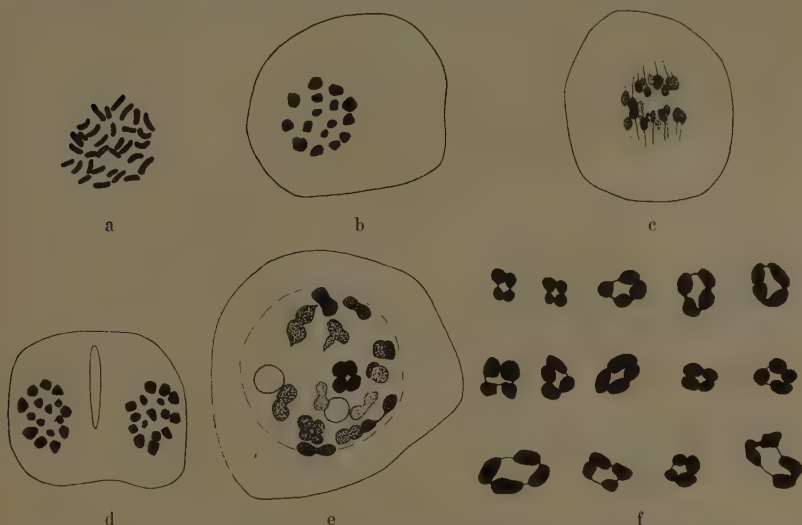


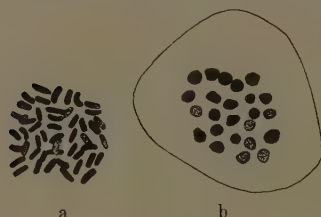
Fig. 16. *V. prostrata* Schwaben, Nr. 27. a = somatische Kernplatte; b—c = heterotype Anaphase; d = homöotype Metaphase; e = Diakinese mit zwei Quadrivalenten; f = ringförmige Quadrivalente aus Diakinesekernen.

Quadrivalenten in einer P. M. Z. konnte ich bisher mit Sicherheit nur in diesem einen Fall beobachten. Meist sind sie nur in Einzahl vorhanden oder fehlen ganz. Von Angaben über die Häufigkeit des Auftretens von Viererringen möchte ich absehen. Es ist nämlich nur dann mit Sicherheit festzustellen, ob Quadrivalente vorliegen, wenn die an der Kernwand liegenden Ringe in der Draufsicht zu sehen sind, d. h. wenn sie oben oder unten liegen. Auch liegen die Chromosomen oft sehr dicht, so daß sie schwer gegeneinander abzugrenzen sind und die Wertigkeit der einzelnen Komplexe kaum festzustellen ist. Immerhin läßt sich sagen, daß das Auftreten von Viererringen keine Ausnahme, sondern eher den Regelfall darstellt. Sie wurden nur in der Diakinese beobachtet; im weiteren Verlauf der Teilung konnte ich nichts mehr von ihnen feststellen. Graze berichtet 1935 über das Vorhandensein von ringförmigen Quadrivalenten bei den 34 chromosomigen (tetraploiden) Arten

ihrer Sektion. Meine Beobachtungen stimmen mit den ihrigen überein. Kettenförmige Multivalente, wie sie Graze (1935) in der Sektion *Pseudolysimachia* und Beatus (1936) in der Gruppe *Agrestis* gesehen haben, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Es kommen zwar chromatinöse Verbindungen auch noch in späten Diakinesekernen vor, aber wenig typisch und relativ selten. Da ich in wenigen Fällen entsprechende Beobachtungen auch an der achtchromosomigen *V. prostrata* machen konnte, möchte ich dieser Erscheinung keinen diagnostischen Wert bez. Polyploidie beimessen.

Bemerkenswert ist die Verschiedenheit der Chromosomen in der Größe (Fig. 16b u. d). In der Metaphase beider Teilungen sind die kleineren Chromosomen in der Regel in der Mitte, die größeren mehr randlich angeordnet. Die Metaphase I ist sehr kurz, liefert daher nur selten gute zählbare Platten. Meist findet man die Chromosomen bereits in der Anaphase vor (Fig. 16b). Das Auseinanderweichen vollzieht sich ungleichmäßig (s. Fig. 16c). Schwach nachhinkende Chromosomen treten fast stets auf.

Die zweite Teilung verläuft normal; sie liefert gut zählbare Metaphaseplatten. Die in Fig. 16 d zwischen den beiden Metaphaseplatten auftretende Plasmaeinschnürung konnte ich bei ungefähr 20% der P. M. Z. beobachten. Ihre Deutung ist mir nicht ganz klar. Wahrscheinlich handelt es sich um eine Schrumpfungerscheinung und nicht um Wandbildung, denn in der Telophase II tritt die Erscheinung wieder zurück, ohne allerdings ganz zu fehlen.



c) *Veronica austriaca* ssp. *dentata*
(Nr. 66, 111, 142).

Am eingehendsten wurde bis jetzt die aus dem Ries stammende Pflanze Nr. 66 untersucht, die ebenfalls zu den Kreuzungsversuchen

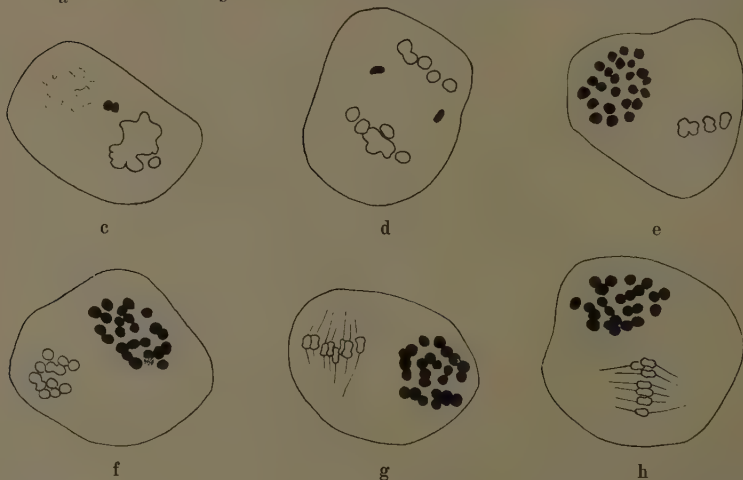


Fig. 17. *V. austriaca* ssp. *dentata*. a: Nr. 111; b-h: Nr. 66. a = somatische Kernplatte; b = heterotype Metaphase; c-d = heterotype Anaphase, nachhinkende Chromosomen; e-h = homöotype Metaphase, „secondary association“.

herangezogen wurde. Von der Diakinese an konnten in allen Phasen 24 Chromosomen gezählt werden. Es liegt also die Vermutung nahe, daß es sich um eine hexaploide Form mit der Grundzahl 8 handelt.

Sichere Anhaltspunkte für das Auftreten von Multivalenten in der Diakinese konnte ich bislang nicht gewinnen. Denn bei der großen Zahl liegen die Chromosomen so dicht, daß es schwer ist, die Verhältnisse im einzelnen zu durchschauen.

Die zahlreich auftretenden Chromatinverbindungen in der Frühdiakinese sind als Kriterium für Polyploidie zu wenig charakteristisch. Ringbildungen konnte ich bis jetzt keine finden, doch stand nicht genügend Material zur Verfügung, als daß ich über Vorhandensein oder Fehlen Endgültiges aussagen könnte. Besonders auffallend ist das Nachhinken eines Chromosomenpaares in der Anaphase I (s. Fig. 17 c, d). In Fig. 17 d scheinen es zwei Univalente zu sein, die in der Äquatorebene liegengeblieben sind. Das Nachhinken hat zur Folge, daß man in den Anaphaseplatten oft zunächst nur 23 Chromosomen zählt; bei entsprechender Tief- oder Hochstellung wird man jedoch ein nachhinkendes Chromosomenpaar gewahr. Im Gegensatz zur 16-chromosomigen *V. prostrata* Schwaben sind die Chromosomen hier alle gleich groß.

Die I. Teilung konnte bis jetzt keine Anhaltspunkte für Polyploidie abgeben. In der Metaphase II tritt jedoch eine charakteristische Gruppierung der Chromosomen auf, die ich als „secondary association“ deuten möchte (Darlington 1928 als „secondary pairing“; Näheres s. Darlington 1932, S. 218–223). In der Regel sind die Chromosomen zu Gruppen von 2, 3 oder 4 assoziiert, wie die Fig. 17 e, h zeigen.

Bei den ungarischen Pflanzen Nr. 111 und Nr. 142 wurde an somatischen Platten die Diploidzahl $2n = 48$ festgestellt. Fig. 17 a zeigt eine Platte von Nr. 111. Alle drei Pflanzen zeigen also dieselbe Chromosomenzahl $n = 24$. Sie entsprechen durchweg der ssp. *dentata*, sind aber ihrerseits wieder charakteristische Vertreter von morphologisch und geographisch verschiedenen Typen.

d) *Veronica austriaca* ssp. *Jacquini* (Nr. 44, 130, 141).

Die Belgrader Pflanze Nr. 141 zeigt sowohl in der Metaphase I (Fig. 18 c) wie auch in somatischen Platten (Fig. 18 b) $n = 24$ bzw. $2n = 48$ Chromosomen. Die ungarische Pflanze Nr. 44 besitzt ebenfalls

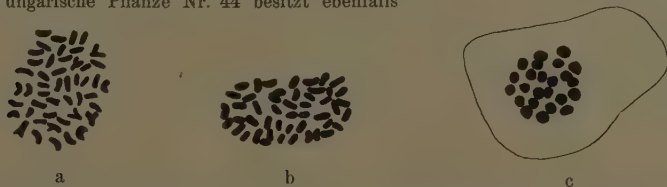


Fig. 18. *V. austriaca* ssp. *Jacquini*. a = somatische Kernplatte von Nr. 44; b = somatische Kernplatte von Nr. 141; c = heterotype Metaphase von Nr. 141.

$2n = 48$ Chromosomen (Fig. 18 a), ebenso die Pflanze Nr. 130, die zu der Sippe gehört, die Maly bei Sarajevo gesammelt hat (Nr. 129, 131).



e) *Veronica austriaca* ssp. *orbiculata* (Nr. 95).

An mehreren somatischen Platten waren eindeutig 32 Chromosomen zählbar (Fig. 19).

Fig. 19. *V. austriaca* ssp. *orbiculata*, Nr. 95, somatische Kernplatte.

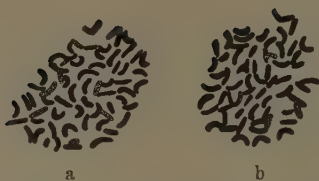


Fig. 20. *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys*. a = somatische Kernplatte von Nr. 43; b = somatische Kernplatte von Nr. 117.

f) *Veronica Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys*.

Auch von dieser Art stand bis jetzt nur somatisches Schnittmaterial zur Verfügung. Bei Nr. 43 war an einer Platte einwandfrei die Diploidzahl $2n = 64$ festzustellen, einige andere, weniger klare Platten näherten sich diesem Wert mehr oder weniger an (Fig. 20a). Die bezüglich der Blattform untypische Nr. 117 (zu ssp. *dentata* hinneigend; Fundort Schmeiental bei Sigmaringen) zeigte an zwei Platten dieselbe Zahl

(Fig. 20b). *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys* besitzt also mit sehr großer Wahrscheinlichkeit die haploide Chromosomenzahl von $n = 32$. Dieses Ergebnis stimmt mit den von Simonet 1934 gemachten Angaben überein, der bei *V. Teucrium* ebenfalls haploid 32 Chromosomen fand.

C. Zusammenfassung und Besprechung der zytologischen Ergebnisse.

Die Gruppe *Pentasepala* stellt eine polyploide Reihe mit der Grundzahl $n = 8$ dar. Die untersuchten Arten und Unterarten besitzen folgende Chromosomenzahlen:

	<u>n</u>	<u>2 n</u>
<i>V. prostrata</i> Ungarn	8	16
<i>V. prostrata</i> Schwaben	16	32
<i>V. austriaca</i> ssp. <i>dentata</i>	24	48
<i>V. austriaca</i> ssp. <i>Jacquini</i>	—	48
<i>V. austriaca</i> ssp. <i>orbiculata</i>	—	32
<i>V. Teucrium</i> ssp. <i>pseudochamaedrys</i>	—	64

Die Feststellung der Grundzahl $n = 8$ in der Gruppe *Pentasepala* stimmt mit den bisherigen Untersuchungen innerhalb der *Scrophulariaceen* und der Gattung *Veronica* überein. Ein Blick in Tischlers Zusammenstellung der Chromosomenzahlen genügt, um die Bedeutung der Zahl 8 für die *Scrophulariaceen* zu erkennen. Sie tritt nach den bisherigen Angaben auf bei

<i>Antirrhinum</i>	8	} (Die Autoren s. bei Tischler, Tab. Biol. IV, VII, XI/XII.)
<i>Pentastemon</i>	8, 16, 24, 32, 48	
<i>Verbascum</i>	16, 32	
<i>Digitalis</i>	24, 48	
<i>Celsia</i>	24	
<i>Mimulus</i>	8, ca. 32	
<i>Torenia</i>	8	
<i>Pedicularis</i>	8	

Innerhalb der Gattung *Veronica* ist sie bis jetzt in der Sektion *Veronicastrum* von Huber (1927) und Beatus (1936), in der Sektion *Alsinebe* (Gruppe *Mikrosperma*) von Hofelich (1935) und in der Sektion *Chamaedrys* von Simonet (1934) und durch eine unveröffentlichte Arbeit von Gottschick nachgewiesen worden.

Wie erwähnt beziehen sich auf die chromosomalen Verhältnisse in der Gruppe *Pentasepala* bisher zwei Arbeiten, nämlich Huber (1927) und Simonet (1934). In beiden Arbeiten wurde aus der Gesamtzahl der *Veronica*-Arten eine Auswahl aus den verschiedensten Gruppen herausgegriffen, um so einen Querschnitt durch die ganze Gattung zu bekommen. Von den Arten der *Pentasepala*e wurden durch diese Untersuchungen *V. prostrata* und *V. Teucrium* betroffen. Huber und Simonet stellen für *V. prostrata* $n = 16$ Chromosomen fest. Simonet fand für *V. Teucrium* $n = 32$ Chromosomen. Die Ergebnisse stimmen also mit den vorliegenden überein. Wie notwendig es aber ist, die Gruppen im einzelnen durcharbeiten, beweisen die oben mitgeteilten Ergebnisse. Sie geben einen Einblick in eine erhebliche chromosomale Mannigfaltigkeit innerhalb der *Pentasepala*en; weisen doch die noch keineswegs vollständig untersuchten drei Hauptarten der Gruppe bereits vier verschiedene Zahlen auf.

V. Besprechung der experimentellen und zytologischen Ergebnisse.

1. Die Übereinstimmung zwischen experimentellem und chromosomalem Befund. — Systematische Folgerungen.

Die experimentellen Untersuchungen hatten bezüglich der Bastardierungsmöglichkeiten überraschende Verhältnisse ergeben, die bei der morphologischen Einheitlichkeit der Gruppe nicht erwartet werden konnten. Es war die Aufgabe der chromosomalen Untersuchung, die experimentellen Ergebnisse von der Zytologie der einzelnen Versuchspflanzen her zu begründen. Die Übereinstimmung zwischen experimentellem und zytologischem Befund konnten völlig hergestellt werden. Entsprechend den Erfahrungen Härles und Grazes in der Gruppe *Pseudolysimachia* hat sich zeigen lassen, daß sich nur jeweils die gleichchromosomigen Pflanzen normal miteinander kreuzen. Bei der großen Verschiedenheit in den Chromosomenzahlen trifft das nur zu für die 16-chromosomigen Formen *V. prostrata* Schwaben und *V. austriaca* ssp. *orbiculata* sowie für die 24-chromosomigen Unterarten der *V. austriaca*, nämlich ssp. *dentata* und ssp. *Jacquini*. Die nahe Verwandtschaft der beiden letztgenannten Unterarten steht somit außer Zweifel. Inwieweit zwischen der 16-chromosomigen *V. prostrata* und *V. orbiculata* Verwandtschaftsbeziehungen vorliegen, läßt sich vorderhand noch nicht sagen. Weitere pflanzengeographische und zytologische Untersuchungen werden vielleicht feststellen lassen, ob wirkliche Verwandtschaft oder nur chromosomale Konvergenz vorliegt.

Bei den Kreuzungen mit verschiedenchromosomigen Eltern können ausnahmsweise vereinzelte Samen angesetzt werden, nach den bisherigen Versuchen auffallenderweise aber meist nur mit dem höherchromosomigen Elter als Mutter. Insbesondere hat sich dies bei der

Kreuzung der 32chromosomigen *V. Teucrium* ssp. *pseudochamaedrys* mit der 16chromosomigen *V. prostrata* Schwaben ergeben. Die fünf Samen, die diese Kreuzung im ganzen lieferte, entstammten durchweg der höherchromosomigen *V. Teucrium*. Wenn es sich tatsächlich um Bastarde handelt — Zamelis und Melderis wollen bei *Veronica* innerhalb der Sektion *Pseudolysimachia* Pseudogamie festgestellt haben —, so würde das mit den bislang öfters gemachten Beobachtungen übereinstimmen, daß bei verschiedenchromosomigen Kreuzungen die mit der höherchromosomigen Art als Mutter verwendete Kreuzung eher gelingt als die reziproke (s. u. a. Müntzing 1930, dort auch weitere Lit.).

Härle und Graze fanden allerdings in der Sektion *Pseudolysimachia* gerade das umgekehrte Verhalten vor. Auch sie erhielten bei ihren verschiedenchromosomigen Kreuzungen zwischen vollständig verkümmerten staubfeinen Samen vereinzelte normale Samen. Diese entstammten aber meist der Verbindung mit dem niederchromosomigen Elter als Mutter. Graze (1932) führt das Zustandekommen dieser (fertilen!) Bastarde auf Befruchtung von diploiden Eizellen zurück, weil die Chromosomenzahl mit derjenigen der tetraploiden Mutterpflanze ($2n = 68$) übereinstimmte. Wie es sich demgegenüber mit den Bastarden unserer Gruppe verhält, wird sich erst nach Untersuchung der heranwachsenden Pflanzen sagen lassen.

Im allgemeinen waren also die verschiedenchromosomigen Kreuzungen negativ. Eine Ausnahme hiervon macht die Kombination der 24chromosomigen Unterarten von *V. austriaca* mit der 32chromosomigen *V. Teucrium*. Wir hatten gesehen, daß diese Kreuzungen in beiden Richtungen normale Samenzahlen, aber entweder kleinere oder mißgestaltete und verkümmerte Samen ergab, die jedoch noch zum größeren Teil keimfähig waren. Es zeigt sich also erwartungsgemäß, daß mit geringerer Differenz in der Chromosomenzahl die Bastardierungsmöglichkeit zunimmt. Die Zahlenverhältnisse der Genome scheinen somit innerhalb der Gruppe Pentasepala in erster Linie für die Kreuzungsmöglichkeit verantwortlich zu sein.

Am eindrucksvollsten war, wie bereits erwähnt, die Übereinstimmung zwischen Experiment und Zytologie bei der Kreuzung *V. prostrata* Schwaben $\times$ *V. austriaca* ssp. *orbiculata*. Dieses Ergebnis macht nahe verwandtschaftliche Beziehungen dieser beiden Arten sehr wahrscheinlich. Die Frage der systematischen Stellung der *V. orbiculata* (s. S. 302) wird damit aufs neue aktuell. Maly, der diese Pflanze im wesentlichen bearbeitet hat, stellt sie in die Nähe der *V. austriaca* und Watzl reiht sie als Subspecies in den Formenkreis der *V. austriaca* ein. Er glaubt, die ssp. *orbiculata* von der ssp. *Jacquini* ableiten zu können. Der chromosomale Befund macht diese Annahme unwahrscheinlich. Dagegen erscheint nunmehr die Auffassung Nymans, der *V. orbiculata*

zum Formenkreis der *V. prostrata* stellt, von der zytologischen Seite her in neuem Licht.

2. Das Prostrata-Problem.

Bevor hier eine endgültige Entscheidung getroffen werden kann, müssen aber zuerst noch die Verhältnisse bei *V. prostrata* selbst geklärt werden.

Huber hatte ja bereits 1927 für *V. prostrata* 16 Chromosomen festgestellt. Sie hatte aber für ihre Untersuchungen Material aus dem hiesigen botanischen Garten verwendet, das bezüglich Herkunft und systematischer Stellung zweifelhaft war. Ich glaubte deshalb der Huberschen Angabe keine große Bedeutung beimessen zu können, denn meine 8chromosomigen Pflanzen aus Österreich und Ungarn trafen den Typus der *V. prostrata* auf den Kopf. Die 16chromosomige *V. prostrata* Schwaben hielt ich für einen Sondertyp, der also weder zu *V. prostrata* noch zur *V. austriaca* ssp. *dentata* gehören, sondern eine selbständige Zwischenform darstellen sollte. Dafür sprachen neben dem Kreuzungs- und Chromosomenbefund auch die Merkmale.

Nun konnte ich im Frühjahr 1936 zur weiteren Klärung dieser Frage noch die *V. prostrata* vom Mainzer Sand heranziehen. Ich habe mir die Pflanze in diesem Frühjahr selbst geholt.

Über die Zugehörigkeit dieser Mainzer *V. prostrata* haben nie Zweifel bestanden. Wenngleich sie durch ihre Niedrigkeit, durch den leichten Glanz der Blätter und durch die Breite der Kronblätter einen Lokaltyp darstellt, so sprechen doch Blütenfarbe, Kahlheit der Kelche und Kapseln, überhaupt die Kurzhaarigkeit, der extrem prostrate Wuchs und die frühe Blütezeit sicher für *V. prostrata*. Die Pflanze wurde zwecks Feststellung der Chromosomenzahl sowohl mit der 8chromosomigen *V. prostrata* Ungarn wie auch mit der 16chromosomigen *V. prostrata* Schwaben gekreuzt. Das Ergebnis war im ersten Fall negativ, im zweiten positiv. Damit ist der vorläufige Beweis erbracht, daß die Mainzer *V. prostrata* 16 Chromosomen hat. Es ergibt sich daraus die wichtige Folgerung, daß die Zahl $n = 16$ innerhalb der Art *V. prostrata* doch weiter verbreitet zu sein scheint, als ich ursprünglich angenommen habe. Freilich genügt das bis jetzt Bekannte noch nicht, um über die Verbreitung der 8- und 16chromosomigen Form von *V. prostrata* Abschließendes aussagen zu können. Zunächst wird festzustellen sein, ob die 8chromosomige Form in Deutschland überhaupt vorkommt.

Da die Kreuzungsergebnisse mit verhältnismäßig großer Sicherheit Schlüsse auf die Chromosomenzahl zulassen, mag sich für eine solche Untersuchung die Kreuzungsmethode am besten eignen. Durch den Wegfall der Kastration infolge Selbststerilität ist dieses Verfahren sehr einfach. Es sind jeweils nur Testpflanzen mit bekannter Chromosomenzahl notwendig. Ob Samen angesetzt werden, ist meist schon nach 4—5 Tagen zu sehen. Auch für die höherchromosomigen Arten ist diese Methode empfehlenswert.

Es wäre wünschenswert, möglichst zahlreiche Exemplare der *V. prostrata* von verschiedenen Standorten und Verbreitungsbezirken auf ihre Chromosomenzahl hin zu untersuchen, um ein Bild über die Verbreitung der diploiden und der tetraploiden Form zu bekommen. Nach der Erfahrung mit *V. prostrata* Mainz und der Feststellung Simonets, sofern er französisches Originalmaterial bearbeitet hat, wäre es durchaus möglich, daß das ganze westliche Verbreitungsgebiet dieser Art

(Spanien, Frankreich, Belgien, Niederlande, Deutschland, Schweiz) von der tetraploiden Form eingenommen wird, während die diploide Form das mutmaßliche Entstehungsgebiet, die Donauländer, besetzt. Dieses Verhalten würde mit den Gesetzmäßigkeiten übereinstimmen, die Tischler — durch die Untersuchungen Hagerups an grönländischem und afrikanischem Material angeregt — bezüglich der Verbreitung der Polyploiden gefunden hat. Er hat die Gesamtflora von Schleswig-Holstein bezüglich Polyploidie untersucht und dabei festgestellt, daß vor allem diejenigen Arten als Polyploide vertreten sind, die im Gebiet ihre nördliche bzw. nordwestliche Verbreitungsgrenze finden. In der Veronicagruppe *Agrestis* konnte Beatus seine chromosomalen Ergebnisse mit den von Lehmann untersuchten Verbreitungsverhältnissen in entsprechende Beziehung bringen. Es zeigte sich, daß die diploiden Arten im allgemeinen nur ein relativ kleines Verbreitungsgebiet besitzen, während die vermutlich aus ihnen hervorgegangenen tetraploiden Arten infolge gesteigerter Konkurrenzkraft ihr Areal wesentlich vergrößern konnten (s. auch Hofelich 1935 in anderen Gruppen der Sektion *Alsinebe*). — Auch für *V. Teucrium* liegt die Annahme nahe, daß ihr großes Verbreitungsgebiet mit der hohen Chromosomenzahl im Zusammenhang steht.

Auch die Frage der Watzl'schen *V. Janchenii* (*V. prostrata* ∞ *V. austriaca* ssp. *dentata*) wird vielleicht von der Seite der *V. prostrata* Schwaben her gelöst werden können. Die Beschreibung dieses mutmaßlichen Bastards (Watzl 1910, S. 83) erinnert sehr an *V. prostrata* Schwaben. Auch hat Herr Professor Watzl in einer brieflichen Mitteilung eine von mir bei Fridingen gesammelte Pflanze direkt als *V. Janchenii* bezeichnet (s. S. 296). Bezüglich der Urtzmemminger Pflanze (Ries) glaube ich allerdings, daß sie meinen Nr. 59—66 (ssp. *dentata*) entspricht. Die Pflanzen vom Schweizer Jura kenne ich bis jetzt leider nicht. Auf Grund der mannigfachen pflanzengeographischen Beziehungen zwischen Alb und Jura könnten diese aber sehr wohl mit den Albpflanzen übereinstimmen. Watzl ist die Bastardnatur dieser Pflanzen vor allem deshalb wahrscheinlich geworden, weil er sie in Österreich zwischen den mutmaßlichen Stammarten gesammelt hat. Auch die Blütezeit lag zwischen den Blütezeiten der Stammarten. Es drängt sich die Frage auf, ob es sich bei diesen Pflanzen nicht um die 16chromosomige *V. prostrata* handelt. Auch für Rückschlüsse auf das Entstehungsgebiet der 16chromosomigen Art ist die Klärung dieser Frage von Interesse.

Ob die 16chromosomige *V. prostrata*, die sich, wie erwähnt, im schwäbischen Gebiet an *V. austriaca* ssp. *dentata* annähert, durch Bastardierung zwischen der 8chromosomigen *V. prostrata* und der 24chromosomigen ssp. *dentata* zustande gekommen ist, läßt sich bis jetzt noch nicht sagen. Das nur vereinzelte Auftreten von Multivalenten bei der Reduktionsteilung (s. S. 313) deutet immerhin darauf hin, daß es sich um eine allopolyploide Form handelt, d. h. daß sie infolge Bastardierung Chromosomensätze verschiedener Herkunft enthält. Die zahlreich ausgeführten Kreuzungen zwischen diesen beiden Arten haben aus der Verbindung *V. austriaca* ssp. *dentata* Nr. 121 $\times$ *V. prostrata* Ungarn Nr. 50 zwei keimfähige Samen ergeben (s. S. 306, a2). Man darf auf die chromosomalen Verhältnisse dieser beiden Bastardpflanzen gespannt sein. Rechnerisch sind aus dieser Verbindung haploid 16 Chromosomen zu erwarten. Sollten sich 16chromosomige Pflanzen auf diesem Wege herstellen lassen, so hätte Watzl in der Frage der *V. prostrata* Schwaben recht behalten, freilich in einem anderen Sinne, als er es selbst wohl gemeint hat; denn über die chromosomalen Verschiedenheiten war ja bisher noch nichts bekannt.

3. Die morphologische Auswirkung der verschiedenen Chromosomenzahlen.

Nachdem nunmehr die Chromosomenzahlen wenigstens für die hier behandelten Arten und Unterarten bekannt sind, liegt die Frage nahe, wie sich die chromosomalen Verschiedenheiten in Habitus und Einzelmerkmalen der betreffenden Pflanzen auswirken. Einer ins einzelne gehenden Untersuchung dieser Frage steht freilich die große, vielfach transgredierende Variabilität aller drei Arten entgegen. Aber trotzdem sind bei Betrachtung der arttypischen Pflanzen die Beziehungen offen-

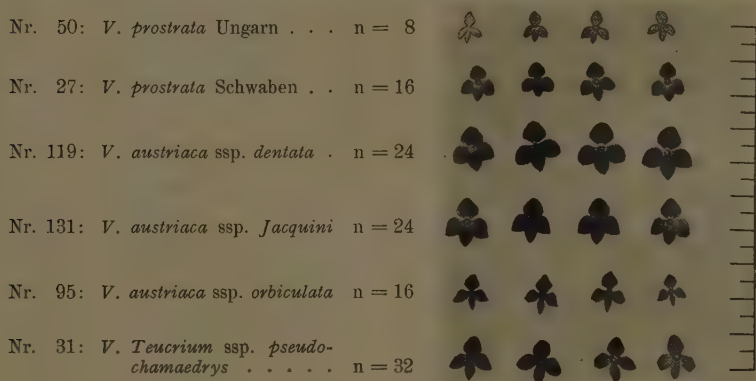


Fig. 21. Blüten der verschiedenen Arten und Unterarten. Beziehung zwischen Blütengröße und Chromosomenzahl.

sichtlich. Die allgemeine Gesetzmäßigkeit, daß die kleinwüchsigen Arten (*V. prostrata* und *V. austriaca* ssp. *orbiculata*) die niederere Chromosomenzahl ($n=8$ und 16), die großwüchsigen Arten (*V. austriaca* ssp. *dentata* und ssp. *Jacquini*, *V. Teucrium*) dagegen die höheren Zahlen ($n=24$ und 32) besitzen, ist unverkennbar. Dieses Verhältnis überträgt sich sinngemäß auf die Blattgröße. Deutlicher noch kommt die chromosomale Beziehung in der Blütengröße zum Ausdruck (Fig. 21). Die kleinsten Blüten hat *V. prostrata* Ungarn. *V. prostrata* Schwaben zeigt etwas größere Blüten. Die 24chromosomigen Unterarten der *V. austriaca* und die 32chromosomige *V. Teucrium* haben dagegen große Blüten. Ein Unterschied zwischen ihnen läßt sich allerdings nicht feststellen. *V. austriaca* ssp. *orbiculata* stimmt in der Blütengröße mit den anderen niederchromosomigen Arten überein. Dieselbe Betrachtung läßt sich bezüglich der Kapselgröße anstellen; man ver-

gleiche dazu Fig. 22. Die ssp. *orbiculata* fällt hier freilich mit ihren extrem großen runden Kapseln aus der Reihe.

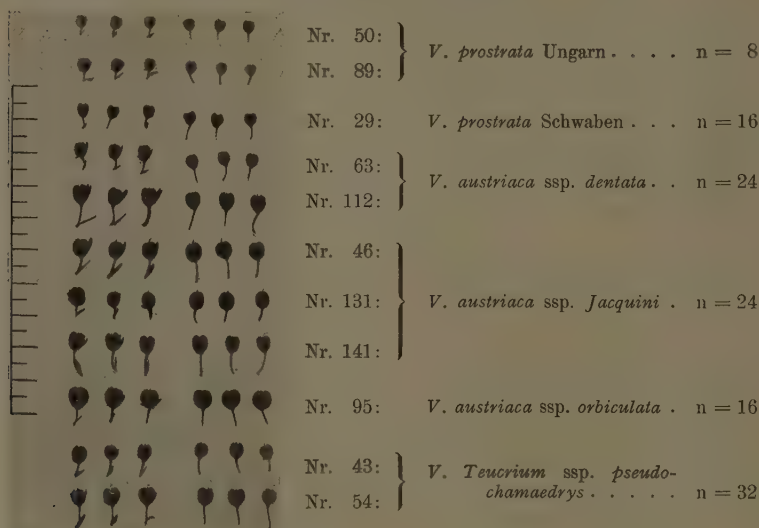


Fig. 22. Kapselformen.

Vorliegende Untersuchungen wurden vom Frühjahr 1934 bis Sommer 1936 im Botanischen Institut der Universität Tübingen durchgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Lehmann, gebührt für die Anregung zu dieser Arbeit und für das fördernde Interesse, das er ihrem Fortgang stets entgegenbrachte, an erster Stelle Dank. Herr Dr. Beatus hat mir durch seine reiche Erfahrung sowohl bei den Experimenten wie auch beim zytologischen Arbeiten oftmals guten Rat und manche Hilfe zuteil werden lassen. Ich bin ihm dafür sehr dankbar. Während der Zeit meiner Abwesenheit im Frühjahr 1935 hat mir Frl. G. Saur zahlreiches Material fixiert und damit die chromosomale Untersuchung im Winter 1935/36 ermöglicht. Ich sage ihr auch an dieser Stelle Dank. Herrn Gartenmeister Müller in Tübingen bin ich für das jederzeit hilfsbereite Entgegenkommen bei der Pflege und Aufzucht meiner Versuchspflanzen und für die praktischen Ratschläge, mit denen er mir gedient hat, sehr zu Dank verpflichtet. Bei der Materialbeschaffung haben mir zahlreiche Botaniker des In- und Auslandes in freundlicher Weise geholfen; insbesondere schulde ich Dank den Herren Dr. A. Boros, Budapest, Professor Dr. B. Watzl, Wien, Kustos K. Maly, Sarajevo, und Inspektor Th. Soska, Belgrad.

Literaturverzeichnis.

- Beatus, R., Der Erbgang der Pentasepalie bei den Zwischenrassen von *V. Tournefortii*. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **79**, 256—295 (1934). — Ders., Die Veronica-Gruppe *Agrestis* der Sektion *Alsinebe* Griseb., ein Beitrag zum Problem der Artbildung. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb. Lehre* **71**, 353—381 (1936). — Ben-
tham, G., *Scrophulariaceae*. De Candolle, *Prodr. syst. nat.* **10**, 186—586 (1846). —
Darlington, C. D., *Studies in Prunus*. *Journ. of Genet.* **19**, 213—256 (1928). —
Ders., Recent advances in cytology. London 1932. — Graze, H., Die chromo-
somen Verhältnisse in der Sektion *Pseudolysimachia* Koch der Gattung *Veronica*.
Jahrb. f. wiss. Bot. **77**, 507—559 (1933). — Dies., Weitere Chromosomenunter-
suchungen bei *Veronica*-Arten der Sektion *Pseudolysimachia* Koch. *Jahrb. f. wiss.*
Bot. **81**, 609—662 (1935). — Gscheidle, A., Über Haustorienbildung in der
Gattung *Veronica* und ihre systematische Wertung. *Flora* **117**, 144—172 (1924). —
Härle, A., Die Arten und Formen der *Veronica*-Sektion *Pseudolysimachia* Koch
auf Grund systematischer und experimenteller Untersuchungen. *Bibliotheca Botanica*
104 (1932). — Hagerup, O., Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie
und Phylogenie. *Hereditas* **16**, 19—40 (1931). — Hofelich, A., Die Sektion *Alsinebe*
Griseb. der Gattung *Veronica* in ihren chromosomalen Grundlagen. *Jahrb. f. wiss.*
Bot. **81**, 541—572 (1935). — Huber, A., Beiträge zur Klärung verwandtschaft-
licher Beziehungen in der Gattung *Veronica*. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **66**, 359—380
(1927). — Kerner, A., Die Vegetationsverhältnisse des mittleren und östlichen
Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens. *Österr. bot. Zeitschr.* **23**, 372 (1873). —
Kusnezow, N., Über den Polymorphismus der *V. Teucrium* Wallr. *Bull. Ac. Sc.*
St. Petersburg. V, 6, Nr. 2, 175—193 (1897). — Lehmann, E., *Geschichte und Geo-*
graphie der Veronica-Gruppe Agrestis. *Bull. de l'Herb. Boiss. sér. 2*, **8**, 208 (1908). —
Ders., Über Bastardierungsuntersuchungen in der *Veronica*-Gruppe *Agrestis*. *Zeitschr.*
f. ind. Abst.- u. Vererb. Lehre **13**, 88—175 (1914). — Ders., Die Pentasepalie in der
Gattung *Veronica* und die Vererbungsweise der pentasepalen Zwischenrassen. *Ber.*
d. Dtsch. Bot. Ges. **36**, 28—46 (1918). — Ders., Über die Vererbungsweise der
pentasepalen Zwischenrassen von *Veronica Tournefortii*. *Zeitschr. f. Bot.* **13**,
481—511 (1921). — Maly, K., Beiträge zur illyrischen Flora. *Österr. Bot. Zeitschr.*
57, 181—183 (1907). — Müntzing, A., Über Chromosomenvermehrung in *Galeopsis*-
Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung. *Hereditas* **14**, 153—172 (1930). —
Nyman, C. F., *Conspectus Florae Europaeae*. Oerebro. 1878—1882. — Riek, R.,
Systematische und pflanzengeographische Untersuchungen in der *Veronica*-Sektion
Chamaedrys Griseb. *Rep. spec. (Fedde)*. *Beih.* **79** (1935). — Römpf, H., Die
Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung *Veronica*. *Rep. spec. (Fedde)*. *Beih.* **50**
(1928). — Schlenker, G., Experimentelle Untersuchungen in der Sektion *Becca-*
bunga Griseb. der Gattung *Veronica*. *Flora* **130**, 305—350 (1936). — Simonet, M.,
Contribution à l'étude caryologique des Veronica. *C. R. Soc. Biol.* **117**, 1153—1156
(1934). — Tischler, G., Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der
Angiospermen. *Bot. Jahrb.* **67**, 1—36 (1934). — Ders., *Tabulae Biologicae* IV,
VII, XI/XII. Berlin 1927—1935. — Watzl, B., *Veronica prostrata* L., *Teucrium* L.
und *austriaca* L. *Abh. d. kk. Zool.-Bot. Ges.* V, 5 (1910). — Zamelis, A., und
Melderis, A., Pseudogamie bei der selbststerilen *Veronica pinnata* L. infolge der
Bestäubung mit dem Pollen von *V. longifolia* L. *Acta Horti Botan. Univers. Lat-*
viensis Nr. 2/3, 159—191 (1931).

Weitere Untersuchungen über die Vitalfärbung der Plastiden mit Rhodaminen.

Von **Siegfried Strugger.**

(Aus der Botanischen Anstalt der Universität Jena.)

Mit 4 Abbildungen im Text und Tafel I.

Im Rhodamin B konnte ich (1936) einen Vitalfarbstoff finden, der die Chloroplasten von *Helodea canadensis* und *Helodea densa* vital zu färben vermag. Durch diese Färbung wird die Assimilationstätigkeit der Plastiden in keiner Weise gehemmt. Im Zusammenhange mit den inzwischen erschienenen Arbeiten von Wieler (1936) und Heitz (1936a, b) trat nunmehr die weitere wichtige Frage an mich heran, ob die Speicherung dieses Farbstoffes in den Plastiden gleichmäßig erfolgt, oder ob die von Wieler und Heitz im Sinne der Schimper-Meyerschen Theorie der Plastidenstruktur sichergestellten Strukturelemente des Chloroplasten oder das farblose Stroma den Farbstoff zu speichern vermögen. Da die Speicherung des Rhodamin B auf Grund meiner Befunde in erster Linie auf die starke Lipoidlöslichkeit dieses Farbstoffes zurückzuführen ist, gewinnt eine solche Untersuchung für den weiteren Ausbau unserer Kenntnisse von der Plastidenstruktur noch mehr an Bedeutung. Es kann auch für die von mir geplante Prüfung der Assimilationsleistung vital gefärbter Plastiden im Licht von verschiedener Wellenlänge nicht gleichgültig sein, ob der Farbstoff im chlorophyllfreien Stroma oder in den chlorophyllführenden Grana gespeichert wird. Gleichzeitig versprach eine weitere Ausarbeitung der Vitalfärbungstechnik an Plastiden einen erfolgreichen Beitrag zur Lebendzytologie dieser Organelle zu liefern. Gerade in dieser Richtung konnte ich in der vorliegenden Arbeit Erfahrungen sammeln, die die Grundlage für eine weitere morphologische und mikrophysiologische Analyse dieser wichtigen Zellorganelle bilden können.

I. Die Vitalfärbung der Leukoplasten von *Symphoricarpus racemosus*.

Das Studium der Farbstoffverteilung in Leukoplasten erschien mir zur Klärung der obengestellten Frage günstig zu sein. Unter

allen Objekten eigneten sich bisher dazu am besten die allerdings sehr kleinen Leukoplasten in den Perikarpzellen der Beeren von *Symphoricarpus racemosus*. Eine reife Beere, deren Fruchtfleischzellen isoliert sind, wird seitlich mit einer Pinzette geöffnet. Man entnimmt dann der Beere eine kleine Portion der locker gelagerten Perikarpzellen und überträgt diese auf einen Objektträger in einen Tropfen der Rhodamin-B-Lösung (1:1000 in Leitungswasser). Hierauf wird sorgfältig mit einem Deckglas bedeckt und nach einer Färbezeit von 30 Sekunden wird die Farblösung mit Leitungswasser ausgewaschen. Viele Zellen überleben dabei die Präparation nicht. Doch findet man im Präparat eine genügende Anzahl von völlig intakten Zellen, die an der normalen Zytoplasmaverteilung und Plasmaströmung leicht zu erkennen sind. Eine sorgfältige Analyse dieser Zellen mit bester Immersionsoptik zeigt uns, daß lediglich die Leukoplasten den Farbstoff sichtbar gespeichert haben. Diese Färbung der Leukoplasten ist, wenn sie unter genügender Vorsicht durchgeführt wurde (die Färbezeit muß von Fall zu Fall ausprobiert werden!), als durchaus vital zu bezeichnen. Ich habe im Laufe der Untersuchungen solche Zellen durch 6 Stunden hindurch ständig beobachtet, wobei die Zellen vollkommen normal weiterlebten. Untersucht man die gefärbten Leukoplasten an einer sehr günstigen Stelle mit einem Apochromat 1,5 mm sorgfältig, so kann man klar sehen, daß keine homogene Anfärbung der Leukoplasten erfolgt ist. Es färben sich lediglich kleine tröpfchenartige Gebilde im Leukoplasten stark rot an. Ihre Anzahl ist relativ gering. Sie sind aber außerordentlich klein und nähern sich der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit. Um die Färbung dieser Gebilde objektiv festzustellen, benutzte ich einen Lifa Grünfilter No 200 b. Die Lichtquelle mußte dabei besonders stark sein, da sonst eine Beobachtung infolge der geringen Helligkeit nicht möglich ist. Gleichzeitig wurde die Blende maximal geöffnet, um die im grünen Lichte auftretende Dunkelfärbung der gefärbten Gebilde im Vergleich zu ungefärbten Kontrollen feststellen zu können.

Aus diesen Untersuchungen ergeben sich folgende Tatsachen und Schlüsse:

1. Die Leukoplasten des Perikarpes von *Symphoricarpus racemosus* zeigen eine typische Struktur, die nur im vital gefärbten Zustande einwandfrei nachweisbar ist. In das nichtfärbbare Stroma sind kleine granaähnliche Gebilde eingelagert, die den stark lipoidlöslichen Farbstoff begierig zu speichern vermögen. An der lipoiden Natur dieser Gebilde kann man wohl nicht zweifeln.

2. Die Leukoplasten der untersuchten Pflanze zeigen demnach prinzipiell denselben Bau, wie er von Wieler (1936) und Heitz (1936 a, b) für die funktionstüchtigen Plastiden der Pflanzen gesichert werden konnte. Ob es sich dabei im Sinne von Heitz um Scheibchen handelt, konnte bei der Kleinheit der Gebilde nicht entschieden werden.

Recht interessant sind ferner die Befunde, die ich an pathologisch veränderten Leukoplasten erhalten konnte. Solange die Zelle normal ist, zeigen die gefärbten Gebilde in den Leukoplasten keinerlei Lageveränderung. Tritt aber durch irgendeine Schädigung (Überfärbung oder mechanische Einflüsse) Tonoplastenbildung ein, so kann man zunächst ein Größerwerden der Leukoplasten, wohl infolge einer Aufquellung, beobachten. Dann zeigen die gefärbten Strukturelemente im Stroma eine deutliche Brownsche Molekularbewegung. Im Zusammenhange mit der Schädigung der Zelle tritt demnach sicherlich eine Verflüssigung des Stromas auf.

II. Die Vitalfärbung etiologierter Plastiden von *Helodea canadensis*.

Nachdem schon die Leukoplasten von *Symphoricarpus racemosus* ein aufmunterndes Ergebnis brachten, war es naheliegend, die Analyse der Vitalfärbung an weiteren ungefärbten oder nur sehr schwach pigmentierten Plastiden vorzunehmen. Unter



Fig. 1. Mit Rhodamin B vital gefärbte Plastiden aus dem gelbpanaschierten Blatt (Schwammparenchym) von *Codiaeum hybridum*. Die Grana enthalten die gelben Pigmente. Sie speichern auch den Farbstoff. Stroma farblos.

den vielen untersuchten panaschierten Pflanzen konnte ich erfolgreich nur noch an der gelbbunten Varietät von *Codiaeum hybridum* Beobachtungen anstellen, die ich hier zunächst kurz wiedergeben will. An besonders gelben Blattstellen fertigte ich Flächenschnitte von der Blattunterseite an und infiltrierte diese unter der Wasserstrahl-

Luftpumpe mit einer Rhodamin-B-Lösung 1:1000. Nach 10—15 Minuten wurde der Schnitt ausgewaschen, und die Schwammparenchymzellen, die unverletzt geblieben waren, wurden einer eingehenden mikroskopischen Untersuchung unterworfen. Es zeigte sich das in Fig. 1 wiedergegebene Bild der Plastiden. Entweder sind sie klein und rundlich oder sie sind sehr groß und zeigen eine recht unregelmäßige Gestalt. Ihr Stroma ist vollkommen farblos geblieben. Es haben sich nur die Gruppen von größeren und kleineren Kügelchen mit dem Farbstoff deutlich gefärbt. Untersucht man solche Zellen im ungefärbten Zustande, so zeigt sich dasselbe Bild. Die gelben Pigmente sind lediglich in den granaähnlichen Kügelchen lokalisiert.

Auch in diesem Falle ist also das Stroma nicht anfärbbar, dagegen sind die Grana, die auch die Farbstoffträger für die gelben Pigmente darstellen, mit dem Rhodamin B elektiv färbbar. Daß sie lipoidhaltig sind, ist demnach wahrscheinlich.

Nach diesen Befunden war es naheliegend, etiolierte Plastiden mit Hilfe der Vitalfärbung näher zu studieren. Ich griff dabei auf mein früheres Hauptversuchsobjekt, auf *Helodea canadensis* zurück.

Helodea canadensis etioliert am besten, wenn man sie zwischen zwei niederen breiten Tonuntersätzen in Kultur nimmt. Man kann dabei einen ganzen Satz von solchen Untersätzen aufeinanderstellen und noch mit einem Zinkdunkelsturz überdecken, damit auch das Licht zwischen den Fugen nicht zu den Pflanzen gelangt. Die Schalen werden mit Wasser und mit reichlichem *Helodea*-Material beschickt, es soll aber ein Luftraum zwischen den übereinandergestellten Schalen vorhanden sein. Die Temperatur darf nicht zu hoch sein (etwa 20° C). Nach 2—3 Wochen erhält man auf diese Weise kleinblättrige fast farblose, nur sehr schwach gelblich gefärbte Austriebe, die meist in dem feuchten Luftraum zwischen den Schalen am besten wachsen.

Die mikroskopische Untersuchung dieser etiolierten Blättchen ergab im ungefärbten Zustande unmittelbar nach Entnahme aus der Dunkelkultur folgendes Resultat. Die Zellen zeigen reichlich Zytoplasma, welches in schönster Weise die Beobachtung der Chondriosomen erlaubt, die im Wirbel der regen Zytoplasmaströmung in höchst eindrucksvoller Weise umhergetrieben werden. Die Chloroplasten zeigen ein völlig ungewohntes Bild. In ihrem farblosen Stroma führen sie ausnehmend große Stärkekörner in Ein- bis Vierzahl. Das Stroma ist im Verhältnis zum Stärkeinhalt klein, umgibt aber die großen Stärkekörner völlig und ist meist einseitig in größerer Masse sichtbar. Es entsteht dadurch der Eindruck, als ob das Stroma einseitig als Band, Zunge oder Ausbuchtung dem großen Stärkekorn ansitzen würde. Ein Vergleich mit dem allgemein bekannten Praktikumsobjekt *Pellionia* entspricht im einfachsten Falle den beobachteten Verhältnissen. Das Stroma erscheint bei oberflächlicher Betrachtung zunächst durchaus homogen. In einzelnen besonders günstigen Fällen jedoch konnte ich im Stroma 1—4 größere etwas anders lichtbrechende und sehr schwach gelblich gefärbte Tropfen erkennen. Sonach sitzen die gelben Pigmente im etiolierten Chlorophyllkorn von *Helodea canadensis* in diesen großen Tropfen, die dem farblosen vollkommen homogenen Stroma eingelagert sind.

Recht bemerkenswert ist auch die Lagerung der Plastiden in diesen Blättern. In allen Blattzellen sitzen die Plastiden in ihrer Hauptmasse

an den nach innen gekehrten Wänden. Für meine Beobachtungen wählte ich immer die Zellen der Blattoberseite, da dort bald nach der Entnahme aus der Dunkelkultur durch die Plasmaströmung viele Plastiden an die Außenwände verlagert wurden, was die Beobachtung der Plastiden sehr erleichterte.

Solche Blätter wurden nunmehr nach der Entnahme aus der Dunkelkultur in eine Lösung von Rhodamin B 1:1000 (Leitungswasser) eingelegt und durch mehrere Stunden hindurch im Dunkeln gefärbt. Schon nach einer Stunde wurde der Farbstoff deutlich in den Plastiden gespeichert. Noch bessere Bilder konnte ich aber nach 2—3ständiger Färbung erzielen. Die Vitalität der Blattzellen war auch durch eine so lange Färbung in keiner Weise beeinträchtigt. Plasmaströmung und Verteilung blieben vollkommen normal. Das Zytoplasma war neben den Plastiden noch deutlich diffus angefärbt, Kernfärbung konnte aber keine beobachtet werden. Die Feststellung dieser diffusen durchaus vitalen Zytoplasmafärbung ist insofern bedeutungsvoll, als bisher in der Literatur nur Angaben über prämortale Färbungen des Zytoplasmas aufzufinden sind (vgl. Pfeffer 1886, Gicklhorn 1927, Albach 1928, Strugger 1931). Überträgt man ganze Sprosse, die in allen Blattzellen eine solche diffuse Zytoplasmafärbung aufweisen, in reines Leitungswasser, so ist nach 24 Stunden die Zytoplasmafärbung wieder vollständig verschwunden und die Zellen zeigen ein vollkommen normales Aussehen. Solche Sprosse kann man wochenlang weiterkultivieren, ohne daß irgendeine Schädigung durch die vorhergegangene Zytoplasmafärbung wahrzunehmen wäre.

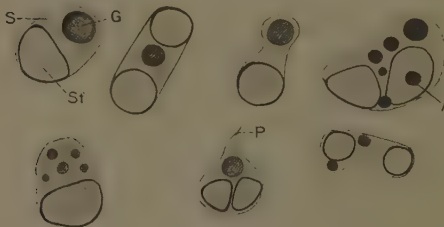


Fig. 2. Etiolierte Plastiden von *Helodea canadensis* mit Rhodamin B 1:1000 2 Stunden lang vital gefärbt. St Stärkekörner, S Stroma vollkommen ungefärbt. G die großen, elektiv gefärbten primären Grana. A ein primäres Granum ist über ein Stärkekorn gelagert. P Pseudopodium des Stromas.

Die Plastiden boten ein ganz klares Bild der Farbstoffverteilung. Es sind lediglich die bereits oben erwähnten großen Tropfen im ganzen Plastid gefärbt. Weder die Stärke, noch das Stroma sind imstande, den Farbstoff zu speichern. Nebestehende Zeichnungen (Fig. 2) geben uns ein Bild vom Färbeargebnis und von der Formenmannigfaltigkeit der etiolierten

Die Plastiden boten ein ganz klares Bild der Farbstoffverteilung. Es sind lediglich die bereits oben erwähnten großen Tropfen im ganzen Plastid gefärbt. Weder die Stärke, noch das Stroma sind imstande, den Farbstoff zu speichern. Nebestehende Zeichnungen (Fig. 2) geben uns ein Bild vom Färbeargebnis und von der Formenmannigfaltigkeit der etiolierten

der die Stärke, noch das Stroma sind imstande, den Farbstoff zu speichern. Nebestehende Zeichnungen (Fig. 2) geben uns ein Bild vom Färbeargebnis und von der Formenmannigfaltigkeit der etiolierten

Plastiden. Mikrophotogramme konnten davon leider nicht angefertigt werden, da es sich infolge der regen Zytoplasmaströmung und der damit verbundenen starken Verschiebung der Plastiden als technisch unmöglich erwiesen hat, zufriedenstellende Aufnahmen von diesen schönen Bildern herzustellen.

Über die Konsistenz des Stromas konnte ich einige Beobachtungen sammeln. Es muß wohl zähflüssig sein, denn oft konnte ich sehen, wie es durch die Plasmaströmung bandförmig, oft auch fadenförmig ausgezogen wird, wie überhaupt eine Amoeboide auf Grund der Beobachtungen außer Zweifel gestellt werden konnte. Ob diese Pseudopodienbildung freilich aktiv oder passiv durch die Zytoplasmaströmung erfolgt, konnte ich nicht sicher entscheiden.

Aus diesen Beobachtungen können wir folgende gesicherte Tatsachen ableiten:

1. Die etiolierten Chloroplasten von *Helodea canadensis* führen regelmäßig außerordentlich große Stärkekörner. Das homogene Stroma zeigt nur bei bester optischer Analyse in seinem Inneren 1—4 große, schwach gelblich gefärbte Tropfen, in denen also die Carotinoide lokalisiert sind. Das Stroma ist zweifellos zähflüssig und erfährt mannigfaltige Formänderungen, die entweder mit der Zytoplasmaströmung oder mit einer Fähigkeit zur aktiven Formveränderung verknüpft sein müssen.

2. Im etiolierten Chloroplasten von *Helodea canadensis* färben sich mit Rhodamin B nur die in 1—4-Zahl vorhandenen Tropfen. Sie speichern den stark fettlöslichen Farbstoff elektiv, was auf eine lipoiden Komponente mit großer Sicherheit hinweist.

3. Das Rhodamin B färbt außerdem noch das Zytoplasma diffus und inturbant an. Die Färbung ist reversibel und demnach völlig unschädlich. Die vital gefärbten Pflanzen können lange Zeit hindurch weiterkultiviert werden.

III. Die Analyse des Ergrünens etiolierter Chloroplasten mit Hilfe der vitalen Färbung.

Die weitere Aufgabe bestand nunmehr darin, die strukturellen Änderungen der Plastiden im Verlaufe des Ergrünens am Licht so weit als möglich im ungefärbten und gefärbten Zustande zu verfolgen.

a) Das Ergrünen der ungefärbten Plastiden.

Da diese Versuche in erster Linie die morphologischen Änderungen in den ergrünenden Plastiden verfolgen wollten, habe ich die etiolierten Sprosse am Fenster dem diffusen Tageslicht ausgesetzt.

Eine physiologische Analyse des Ergrünens müßte natürlich unter genauer definierbaren Bedingungen vorgenommen werden, was auch im Zusammenhange mit den hier mitgeteilten Befunden noch durchgeführt werden soll. Schon nach 3—6 Stunden Tageslichteinwirkung ist ein deutliches Ergrünen der etiolierten Sprosse feststellbar. Die Zeitdauer variiert von Sproß zu Sproß, so daß sich eine genauere Angabe wohl erübrigen muß.

Im Lichte wird als eindrucksvollste Veränderung der Plastiden im Laufe von 6—12 Stunden die Stärke fast vollständig abgebaut. Dieser Stärkeabbau geht in den Spitzenteilen der Blätter rascher vor sich als in der Basis, so daß wir wohl hier einen typischen physiologischen Gradienten bezüglich der Geschwindigkeit des Stärkeabbaues allgemein feststellen können. Auch in der Richtung Rand zu Mittelrippe zeigt sich eine Beschleunigung des Stärkeabbaues gegen den Rand zu. Gleichzeitig ist eine deutliche Ergrünung der Plastiden zu beobachten. Bei näherer Untersuchung kann man klar erkennen, daß die grünen Pigmente nur in den im Stroma eingelagerten Tropfen auftreten, so daß dasselbe Bild jetzt zu beobachten ist, wie bei der vitalen Färbung der etiolierten Plastiden (vgl. Fig. 2). Das Stroma ist vollkommen farblos und führt kein Chlorophyll. Bald aber zeigt

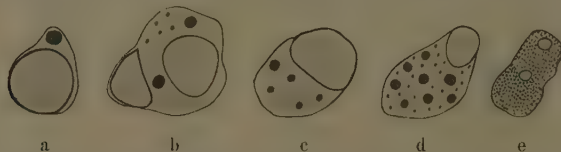


Fig. 3. 1 Tag lang ergrünte Plastiden aus einem *Helodea*-Blatt mit Rhodamin B vital gefärbt. a Plastid aus der Blattbasis noch unverändert. b, c Plastiden aus der Blattmitte. Es sind schon sekundäre Grana entstanden. d Chloroplast aus der Spitzenregion. Die sekundären Grana in größerer Zahl vorhanden. e Chloroplast aus der äußersten Spitze. Die typische Granastruktur ist hergestellt.

es sich, daß die ursprünglichen Tropfen kleiner geworden sind und daß allmählich zuerst wenige, dann aber viele kleinere grüne Tropfen im Stroma zu beobachten sind, so daß wir Bilder sehen, wie sie in Fig. 3 abgebildet sind. Auch dieser Prozeß des Aufteilens oder Neuentstehens von grünen Tropfen im Stroma verläuft zonal im Blatt verschieden schnell. Am schnellsten gehen diese Strukturänderungen in der Blattspitze vor sich, gegen die Blattmitte zu verlaufen sie wesentlich langsamer und sind in der Blattbasis sehr stark verzögert. Nebestehende Fig. 3 zeigt uns herausgezeichnete Plastiden, die aus einem Blatt stammen, das 1 Tag lang in Lichtkultur gehalten wurde. Hierauf

wurde mit Rhodamin B vital gefärbt, um die chlorophyllführenden Tropfen besser beobachten zu können, doch ist das Bild im ungefärbten Zustande gleich. An der Basis sehen wir noch die ursprüngliche Plastidenstruktur, wie sie auch im etiolierten Zustande zu beobachten ist. Gegen die Mitte zu sind schon mehrere kleinere Tropfen im Stroma zu beobachten, während in der Blattspitze die Zerteilung der Tropfen schon fast bis zur Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit gediehen ist. Diese Struktur entspricht schon der normalen Plastidenstruktur von *Helodea canadensis*.

Aus diesen Beobachtungen können wir folgende gesicherte Tatsachen ableiten:

1. Beim Ergrünen etiolierter *Helodea*-Blätter im Licht erfolgt gleichzeitig ein Abbau der gespeicherten Stärke.

2. Die früher beschriebenen vital färbbaren großen lipoidführenden Tropfen stellen den Ort dar, in dem die gebildeten Assimilationspigmente beim Ergrünen eingelagert werden.

3. Im weiteren Verlaufe des Ergrünes wird die normale Granastruktur der Plastiden hergestellt.

4. Diese Strukturänderungen gehen in der Blattspitze früher und schneller vor sich als in der Blattbasis.

5. Dabei müssen sich die primären Grana, wie ich die großen nunmehr chlorophyllführenden Tropfen bezeichnen möchte, zerteilen, da sie immer kleiner werden und gleichzeitig neue Tropfen im Stroma auftreten. Aus der Substanz der primären Grana entstehen die sekundären Grana, die als chlorophyllführende Einheiten in sehr feiner Zerteilung die typische Struktur des funktionstüchtigen Chloroplasten bilden.

6. An der Identität der chlorophyllführenden Einheiten mit den im etiolierten Zustande vital färbbaren lipoidhaltigen Tropfen ist nicht mehr zu zweifeln.

b) Das Ergrünen vital gefärbter Plastiden.

Ich verfolgte nunmehr die Frage, ob Plastiden, die mit Rhodamin B im etiolierten Zustande vital gefärbt waren, nach Zurückführung in Wasser noch instande sind, normal zu ergrünen und die Struktur funktionstüchtiger Plastiden anzunehmen. Eine Entscheidung dieser Frage erscheint mir für die Bewertung der Vitalfärbung als lebendzytologische Forschungsmethode von besonderer Bedeutung.

1. Versuchsreihe.

Etiolierte *Helodea canadensis*-Sprosse wurden 3 Stunden lang mit Rhodamin B (1:1000) gefärbt. Die Plastiden boten das oben be-

schriebene Bild einer elektiven Färbung der primären Grana. Dann wurden sie in ein Aquarium in Leitungswasser gelegt und dem diffusen Tageslicht vor einem Fenster ausgesetzt.

Schon 1936 konnte ich an normalen *Helodea*-Plastiden die Feststellung machen, daß die Farbstoffspeicherung in den Plastiden nach Übertragung der gefärbten Pflanzen in Leitungswasser nach 24 Stunden wieder verschwunden ist. Der Farbstoff diffundiert aus den Zellen in das Kulturwasser hinaus. Die gleiche Beobachtung konnte ich nunmehr auch an den etiolierten Plastiden machen. 12—24 Stunden später waren die primären Grana vollkommen entfärbt, so daß der Ausgangszustand vor der Färbung wieder hergestellt war. Die Zellen blieben dabei vollkommen normal. Ein Ergrünen konnte jedoch innerhalb dieser Zeit nicht festgestellt werden. Erst nachdem der Farbstoff völlig ausgewandert ist, beginnen die Ergrünungserscheinungen in der oben beschriebenen Weise aufzutreten, bis schließlich die normale Plastidenstruktur erreicht ist.

Ein Ergrünen ist also nach vollzogener Vitalfärbung möglich; es tritt durch diesen Eingriff lediglich eine Verzögerung des Ergrünes auf.

2. Versuchsreihe.

Etiolierte *Helodea canadensis*-Sprosse wurden durch 2 Stunden hindurch mit Rhodamin B (1:1000) vital gefärbt. Dann wurden sie nicht in Leitungswasser, sondern in eine sehr stark verdünnte Rhodamin-B-Lösung (1:300000) eingelegt und dem diffusen Tageslichte exponiert. Auch in dieser verdünnten Rhodaminlösung entfärbten sich die primären Grana im Laufe von 12 Stunden vollständig. Eine mikroskopisch sichtbare Farbstoffspeicherung war dann nicht mehr zu erkennen.

Um den zeitlichen Verlauf des Versuches festzulegen, möchte ich die Protokolldaten wiedergeben: Beginn der Färbung: 17. Jan. 16^h. Ende: 18^h, dann in Rhodamin 1:300000 eingelegt.

1. Beobachtung am 18. Jan. 8^h, völlige Entfärbung der primären Grana festgestellt. Den ganzen Tag über wurden die Sprosse in der verdünnten Farblösung dem diffusen Tageslicht ausgesetzt.

2. Beobachtung 18. Jan. 17^h (vgl. Fig. 4, 1 u. 2). In den Spitzenteilen der Blätter ist die Stärke zum größten Teile abgebaut, gegen die Basis hin ist noch in steigendem Maße Stärke vorhanden. Das Stroma ist vollkommen farblos und in der Basalregion häufig spindelförmig unregelmäßig geformt, in der Spitzenregion dagegen meist rundlich. Im Stroma eingebettet liegt in der Regel ein ungewöhnlich großes primäres Granum, das nunmehr durch die Assimilationspigmente deutlich elektiv grün gefärbt erscheint. Ein solches Blatt wurde dann in Rhodamin B einige Zeit eingelegt, um das Vitalfärbungsbild untersuchen zu können. Das Ergebnis war

ganz klar. Es färbten sich nur die chlorophyllführenden primären Grana in den Plastiden.

Die Sprosse verblieben weiterhin in der verdünnten Rhodaminlösung.

3. Beobachtung. Bis zum 20. Jan. blieb diese beschriebene Struktur völlig unverändert. Am 20. Jan. 8^h konnte dagegen folgende Änderung des Aussehens festgelegt werden:

Die Stärke ist bis auf Reste vollständig abgebaut. Die primären Grana sind ganz erheblich kleiner geworden, in der oben beschriebenen Größe sind sie nirgends mehr anzutreffen. Sie sind stark grün gefärbt, aber das Stroma erscheint nicht mehr farblos, sondern es ist ebenfalls homogen grün. Diese Plastiden wurden wiederum mit Rhodamin B (1:1000) vital gefärbt. Der Befund ist überraschend. Es färben sich zwar wohl recht deutlich die primären Grana an, aber auch das Stroma weist einen gleichmäßigen, durchaus homogenen, roten Farbton auf. Bei Anwendung eines Grünfilters läßt sich diese homogene Stroma-färbung ganz einwandfrei feststellen (vgl. Fig. 4, 2).

4. Beobachtung am 20. Jan. 14^h. In der Basalregion sind die primären Grana als ganz kleine Gebilde noch zu sehen, das übrige Stroma sieht homogen grün aus. In der Spitzenregion zeigt sich dasselbe Bild. Wird ein solches Blatt vital gefärbt, so färben sich die kleinen primären Grana deutlich stärker, aber auch das Stroma speichert diffus den Farbstoff deutlich (vgl. Fig. 4, 3).

5. Beobachtung. Erst am 27. Jan. konnte ich in den inzwischen stark ergrüneten Plastiden die typische sekundäre Granastruktur mikroskopisch eindeutig feststellen. Die primären Grana sind dann vollkommen verschwunden. Nach Vitalfärbung färben sich lediglich die sekundären feinen Grana an, von einer homogenen Färbung des ganzen Stromas ist nichts mehr zu sehen (vgl. Fig. 4, 4).

Damit ist sonach die typische Struktur der funktionstüchtigen Plastiden wiederhergestellt.

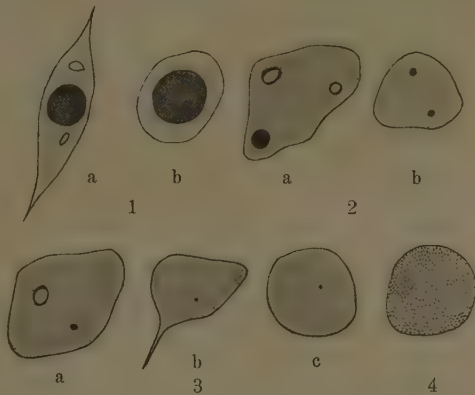


Fig. 4. Ergrünen der Plastiden von *Helodea canadensis* in einer stark verdünnten Rhodamin B-Lösung. Nachträglich mit Rhodamin B 1:1000 vital gefärbt, um die Verteilung der Granasubstanz zu studieren. 1a spindelförmiger Chloroplast aus der Basis des Blattes mit farblosem Stroma, Resten von Stärke und einem elektiv gefärbten primären Granum. 1b dasselbe aus der Blattspitze. 2a Plastid aus der Blattbasis und 2b aus der Blattspitze im vorgeschrittenen Ergrünungsstadium. Analog der Verteilung der pigmentführenden Phase ist das Stroma diffus rot angefärbt. Das primäre Granum ist wesentlich kleiner geworden. 3a Chloroplast aus der Basis, diffuse Stroma-färbung mit sehr kleinem primären Granum. 3b dasselbe aus der Spitze mit schönem Pseudopodium. 3c dasselbe aus der Spitze mit normaler Chloroplastenform. 4 vollständig ergrünter Chloroplast aus der Blattspitze ohne primäres Granum, mit typischer sekundärer Struktur.

Aus diesen Beobachtungen lassen sich nunmehr über das Ergrünen der vital gefärbten Plastiden folgende gesicherte Tatsachen ableiten:

1. Ein Ergrünen der Plastiden ist nach vorhergehender Vitalfärbung in konzentrierter Rhodamin B-Lösung erst dann wieder möglich, wenn der Farbstoff aus den Plastiden ausgewaschen ist. Dann erfolgt ein normales Ergrünen bis zur völligen Wiederherstellung der funktionstüchtigen Plastidenstruktur.

2. Selbst in stark verdünnten Rhodaminlösungen (1:300000) ist nach der erfolgten vorhergehenden Anfärbung in Rhodamin 1:1000 ein Ergrünen möglich, da auch bei dieser geringen Farbstoffkonzentration ein Auswaschen des Farbstoffes auftritt. Der Ergrünungsprozeß erfolgt dann stark verzögert. Dabei konnten recht bemerkenswerte Beobachtungen über die Zerteilung der primären Grana gemacht werden. Es zeigten sich folgende aufeinanderfolgende Stadien:

a) Ergrünen der primären Grana, Färbeergebnis: nur Färbung der ergrünnten primären Grana.

b) Neben den bedeutend kleiner gewordenen primären Grana erscheint das ganze, früher farblos erscheinende Stroma homogen grün. Färbeergebnis: Es färben sich die primären Grana und fernerhin analog der Verteilung der chlorophyllführenden Phase auch das Stroma homogen ohne sichtbare Struktur an. (Submikroskopische Verteilung der Substanz der primären Grana.)

c) Verschwinden der primären Grana und Auftreten einer mikroskopisch sichtbaren sekundären Granastruktur, wie sie für das funktionstüchtige Chlorophyllkorn von *Helodea* charakteristisch ist. Färbeergebnis: Nach kurzer Färbung in konz. Rhodamin B-Lösung färben sich die nunmehr mikroskopisch sichtbaren sekundären Grana elektiv an.

IV. Die Analyse funktionstüchtiger Chloroplasten mit Hilfe der Vitalfärbung.

Durch die schönen Untersuchungen von Heitz (1936a, b) ist die Struktur der funktionstüchtigen Chloroplasten in dankenswerter Weise sichergestellt und in den Vordergrund des Interesses gerückt worden. Nach den Befunden dieses Forschers läßt sich im ganzen Pflanzenreich eine einheitliche mikroskopische Struktur der Plastiden nachweisen. Die Meyer-Schimperschen Grana sind nach Heitz die chlorophyllführenden Elemente der Plastiden, sie sind an besonders günstigen Objekten als kleine Scheibchen zu erkennen, die in das farblose Stroma eingelagert sind. Für mich lag es nunmehr sehr nahe

eine Analyse der Vitalfärbung der Chloroplasten an solch günstigen Objekten durchzuführen. Der Arbeit von Heitz habe ich einige besonders günstige Objekte entnommen, nämlich: *Aspidistra elatior*, *Agapanthus umbellatus*. Durch eigene Suche fand ich noch in *Dracaena deremensis* var. *Bausei* ein sehr günstiges Objekt für derartige Untersuchungen. Schließlich habe ich die Vitalfärbung der Chloroplasten grüner Blätter von *Helodea canadensis* einer genaueren Analyse unterworfen.

Mit einem scharfen Rasiermesser wurden von der Blattunterseite Flächenschnitte abgehoben und mit der Schnittfläche nach oben auf einen Objektträger in Leitungswasser gelegt und mit einem Deckglas bedeckt. Dann wurde mittels einer Wasserstrahlluftpumpe die Interzellularenluft entfernt. An völlig lebenden Zellen des Schwammparenchyms wurden die Untersuchungen mit einem Apochromat von Zeiss 1,5 mm durchgeführt.

Aspidistra elatior.

a) Die Chloroplasten im ungefärbten Zustande.

Die von Heitz (1936 b) beschriebenen Chlorophyllscheibchen sind gut zu beobachten. Wird mit einem Rotfilter von Schott (RG 2) beobachtet, so erscheinen die grünen Chlorophyllscheibchen deutlich grauschwarz auf rotem Hintergrunde. Bei Beobachtung mit dem Lifa-Grünfilter No. 200b werden bei offener Blende die Chlorophyllscheibchen fast unsichtbar. Erst nach dem Zuziehen der Blende erscheinen sie wieder (vgl. Taf. I, Fig. 1).

b) Die Chloroplasten im gefärbten Zustande.

Flächenschnitte wurden mit Rhodamin B (1:1000) 15 Minuten lang vital gefärbt. Die Zellen zeigen dann noch immer deutliche Plasmaströmung und sind sonach durch die Rhodamin B-Färbung ebensovienig geschädigt als die früheren Versuchsobjekte.

Die Untersuchung in weißem Licht ergab nunmehr eine deutliche schmutzig rotgrüne Verfärbung der Chlorophyllscheibchen. Beobachtet man im grünen Licht, so erscheinen die Chlorophyllscheibchen deutlich grau bis schwarz bei offener Blende. Es besteht sonach kein Zweifel, daß das Rhodamin B in erster Linie in den chlorophyllführenden Scheibchen (Grana) gespeichert wird (vgl. Taf. I, Fig. 2 u. 3).

Agapanthus umbellatus.

Schon nach 5 Minuten langer Färbedauer konnte eine deutliche elektive Farbstoffspeicherung in den Grana festgestellt werden. Das

Stroma bleibt zunächst vollkommen farblos. Die Grana heben sich nach dieser kurzen Färbedauer besonders markant hervor. Färbt man aber das Objekt länger an, so tritt neben der Granafärbung auch noch eine homogene Anfärbung des Stromas auf, so daß schließlich bei Grünfilteranwendung das ganze Chlorophyllkorn homogen dunkel gefärbt erscheint. Hier konnte ich infolge der Günstigkeit des Objektes einwandfrei eine Stromafärbung beobachten. Sie tritt aber nur bei Überfärbung der Plastiden auf.

Dracaena deremensis var. *Bausei*.

Dieses Objekt färbt sich wesentlich langsamer, man muß oft stundenlang die Flächenschnitte anfärben, dann erzielt man eine deutliche elektive Färbung der großen Chlorophyllscheibchen. Stromafärbung konnte an diesem Objekte keine festgestellt werden.

Helodea canadensis.

Auch an diesem Objekte gelingt durch kurze Anfärbung der Blätter in einer Rhodamin B-Lösung 1:1000 eine elektive Vitalfärbung der allerdings hier sehr kleinen Grana (vgl. Taf. I, Fig. 4). Bei längerer Anfärbung dagegen färbt sich das ganze Chlorophyllkorn derartig stark an, daß eine Analyse optisch bei der Feinheit der Grana nicht mehr durchführbar ist. Daß ich in meiner ersten Arbeit (1936) die elektive Granafärbung nicht beobachten konnte, hat seinen Grund in diesem Sachverhalt.

An *Aspidistra elatior* und an *Agapanthus umbellatus* untersuchte ich noch die schon von den früheren Objekten her bekannte Reversibilität der Farbstoffspeicherung. Nach der Anfärbung wurden die Schnitte wieder in Leitungswasser gelegt. 12 Stunden später erfolgte ihre Untersuchung. Die Plastiden waren völlig entfärbt. Eine Schädigung der Zellen konnte nicht wahrgenommen werden.

Aus diesen Beobachtungen lassen sich folgende Tatsachen ableiten:

1. Das Rhodamin B färbt auch in den funktionstüchtigen Chloroplasten in erster Linie elektiv die chlorophyllführenden Struktureinheiten (Grana) an. Eine Stromafärbung konnte nur für *Agapanthus* und *Helodea* bei Überfärbung wahrscheinlich gemacht werden.

2. Die Farbstoffspeicherung in den Grana ist völlig reversibel.

3. An der Beteiligung lipoider Phasen beim Aufbau der Grana ist auf Grund dieser elektiven Färbung mit dem stark lipoidlöslichen Rhodamin B nicht mehr zu zweifeln.

V. Versuche mit anderen Rhodaminfarbstoffen.

Zu den Untersuchungen wurden außer dem Rhodamin B noch folgende Rhodamine herangezogen: Rhodamin 6 G, Rhodamin S, Sulforhodamin G, Sulforhodamin S, und Violamin R. Von diesen Farbstoffen konnte ich nur noch mit dem Rhodamin 6 G eine Plastidenfärbung sowohl an etiolierten, wie auch an normalen Plastiden erzielen. Eine Untersuchung der Löslichkeit dieser Farbstoffe in Olivenöl ergab die auf Taf. I, Fig. 5 abgebildete Reihe. Öllöslich sind nur die beiden Rhodamine B und 6 G, also die Farbstoffe, die auch die primären und sekundären Grana anzufärben vermögen. Es erübrigt sich sonach nur noch einen kurzen Bericht über die Befunde mit Rhodamin 6 G zu bringen.

1. Etiolierte Plastiden von *Helodea canadensis*.

Das Färbepild entspricht vollständig dem mit Rhodamin B erhaltenen. Doch schädigt das Rhodamin 6 G die Plastiden stark. Ein Wiederergrünen konnte nicht erzielt werden. Die Grana werden im Laufe von 24 Stunden vollständig zerstört, es bleiben nur mehr winzige, stark gefärbte Tröpfchen davon übrig. Schließlich sterben die Sprosse ab.

2. Funktionstüchtige Chloroplasten von *Aspidistra elatior*.

Auch hier bekommt man das gleiche Färbepild wie mit Rhodamin B. Werden die Schnitte dann in Wasser gelegt, so kann man schon nach 2—6 Stunden eine vollständige Zerstörung der Chlorophyllscheibchen beobachten.

Für das Rhodamin 6 G konnte ich 1936 den Nachweis erbringen, daß es die Assimilationstätigkeit der Plastiden von *Helodea canadensis* fast augenblicklich zu hemmen vermag. Die oben kurz angeführten Befunde geben für dieses Verhalten eine hinreichende Erklärung. Rhodamin 6 G ist deshalb ein Assimilationsgift, weil es die für die Funktion der Plastiden notwendige Granastruktur vollständig zerstört.

VI. Diskussion und Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die vorliegenden Beobachtungsergebnisse zeigen in einem Punkte eine prinzipielle Übereinstimmung aller untersuchten Plastiden. Sowohl die Leukoplasten von *Symphoricarpos racemosus*, wie die etiolierten und funktionstüchtigen Chloroplasten von *Helodea canadensis* besitzen ein Stroma, welches keinerlei Pigmente enthält. In dieses Stroma sind die mit lipiddlöslichen Rhodaminen leicht vital anfärbbaren Grana

eingelagert, die in den Leukoplasten ungefärbt, in den etiolierten Chloroplasten die Karotinoide, in den funktionstüchtigen Chloroplasten auch noch die Chlorophylle enthalten. Der Unterschied zwischen den etiolierten und den funktionstüchtigen Chloroplasten von *Helodea canadensis* ist morphologisch überaus stark ausgeprägt. Im etiolierten Chlorophyllkorn sitzen im Stroma meist nur ein oder wenige primäre Grana, während im funktionstüchtigen Chloroplasten die Grana außerordentlich klein und in großer Zahl gleichmäßig im Stroma eingelagert sind. Eine mikrochemische Untersuchung der etiolierten Plastiden wäre sehr erwünscht, konnte aber in der vorliegenden Arbeit noch nicht in Angriff genommen werden. Durch die Umwelt wird offenbar die Zerteilung der Granasubstanz im hohen Grade beeinflußt und wir können vielleicht die großen Unterschiede in der Größe der Grana, wie sie von Heitz für einzelne Pflanzen angegeben werden, vom Gesichtspunkte einer solchen Labilität des Zerteilungsgrades ohne weiteres verstehen. Insbesondere die Abhängigkeit der Dispersität der Granasubstanz von der Lichtintensität erscheint mir hier als das wichtigste Problem, das in nächster Zeit eingehend bearbeitet werden müßte. Die Dispersität der Granasubstanz muß, wie die vorliegenden Beobachtungen gezeigt haben, nicht immer so grob sein, daß die Grana mikroskopisch sichtbar sind. Bei einem Ergrünungsversuch konnte ich ja zeigen, daß vorübergehend die Granasubstanz submikroskopisch im Stroma zerteilt sein kann. Solche Grenzfälle sind ja auch unter natürlichen Verhältnissen denkbar und man wird gerade in dieser Hinsicht noch zu prüfen haben, ob es submikroskopische Grana bei gewissen Plastidentypen auch unter natürlichen Verhältnissen gibt. Daß die Granasubstanz eine lipoiden Komponente besitzt, zeigen auch meine Untersuchungen an *Aspidistra* und *Agapanthus*, und ich muß mich auf Grund meiner Lebenduntersuchungen voll auf den Befunden von Wieler (1936) und Weier (1936) anschließen, die bei ihren Färbversuchen mit Sudan zum selben Resultat gelangten. Jedenfalls ist das Ergebnis der Lebendfärbung mit einem so extrem lipoidlöslichen Farbstoff eine gute Ergänzung zu diesen am toten Objekt angestellten mikrochemischen Beobachtungen.

Was den Ergrünungsprozeß betrifft, so konnten die vorliegenden Beobachtungen wenigstens das Prinzipielle des Vorganges sicherstellen, wenn auch in manchen Einzelheiten noch viele Ergänzungen notwendig sein werden. Die primären Grana sind zweifellos der Ort, in dem sich die gebildeten grünen Pigmente einlagern. Zunächst bleibt das Stroma völlig farblos. Erst dann beginnt eine strukturelle Umwandlung der

Plastiden, die prinzipiell darin besteht, daß die Substanz der primären Grana sich im Stroma allmählich dispergiert. Dieser Prozeß kann entweder ganz grob durch Zerteilung der primären Grana in immer kleiner werdende sekundäre Grana vor sich gehen. Diesen Typus würde ich als Granazerteilung innerhalb mikroskopischer Dimensionen bezeichnen. Der andere Typus ist nur graduell davon verschieden, indem die primären Grana immer kleiner werden und die chlorophyllführende Phase zunächst submikroskopisch im Stroma zerteilt wird. Erst mit dem völligen Verschwinden der primären Grana treten mikroskopisch sichtbare sekundäre Grana auf, die die normale Plastidenstruktur bilden.

Auf Grund dieser Untersuchungen an nur einer Pflanze wird man sich wohl vor einer Verallgemeinerung hüten müssen. Um Endgültiges über die Zytologie des Ergrünungsvorganges aussagen zu können, wird man an mehreren Pflanzen ähnliche Untersuchungen anstellen müssen. Daß man sich dabei mit großem Vorteil der Lebendfärbung mit Rhodamin B bedienen wird, steht außer Zweifel. Darin sehe ich den wichtigsten Punkt meiner Arbeit, daß sie zeigen konnte, mit welchem Vorteil man die Lebendfärbung für solche dynamisch-zytologische Untersuchungen heranziehen kann. Erstmals gelang hier eine Lebendfärbung eines so wichtigen Zellorganelles. Schädigungen treten kaum auf, denn sogar der Ergrünungsprozeß ist prinzipiell nach erfolgter Färbung möglich. Solange freilich die primären Grana gefärbt sind, ist die Zerteilung der Granasubstanz gehemmt. Diese Erscheinung ist vom zellphysiologischen Standpunkte aus bedeutungsvoll. Ihre Ursache dürfte in einer Blockierung der Grenzschicht zwischen Granum und Stroma liegen. Solche Veränderungen der Grenzschichten durch Anilinfarbstoffe sind aber dem Zellphysiologen nichts Neues. Ich denke hier an die Vakuolenkontraktion verbunden mit einer Tonoplastenbildung, die fast nach jeder Vitalfärbung bisher von den verschiedensten Autoren beobachtet werden konnte. Hier verändert der Farbstoff offensichtlich die plasmatischen Grenzschichten, was auch für das Rhodamin B beobachtet werden kann. Auch die Tonoplastenbildung ist reversibel, wie ich (1936) klar zeigen konnte. Hier liegen also bereits Ansatzpunkte vor, die das Problem der willkürlichen Beeinflussung der Plastidenstruktur betreffen. Diese Fragenstellung wird für die protoplasma-physiologische Durchforschung der Chloroplasten sicherlich einmal von grundlegender Bedeutung sein.

Schließlich bilden die vorliegenden Untersuchungen eine Unterlage für die Bewertung der von mir geplanten Versuche über die Assimilationsleistung vital gefärbter Plastiden in verschiedenfarbigem

Lichte. Wissen wir doch jetzt, daß das Rhodamin B in erster Linie in den chlorophyllführenden Struktureinheiten der Plastiden gespeichert wird.

Literaturverzeichnis.

- Albach, W., Zellenphysiologische Untersuchungen über vitale Protoplasmafärbung. *Protoplasma* **5**, 412 (1928). — Gieckhorn, J., Über vitale Kern- und Plasmafärbung an Pflanzenzellen. *Protoplasma* **2**, 1 (1927). — Heitz, E., Gerichtete Chlorophyllscheiben als strukturelle Assimilationseinheiten der Chloroplasten. (Vorl. Mitteilung.) *Ber. d. D. Bot. Ges.* **54**, 362 (1936). — Ders., Untersuchungen über den Bau der Plastiden. I. Die gerichteten Chlorophyllscheiben der Chloroplasten. *Planta* **26**, 134 (1936). — Meyer, A., Das Chlorophyllkorn. Leipzig 1883. — Pfeffer, W., Über Aufnahme von Anilinfarbstoffen in lebende Zellen. *Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen* **2**, 179 (1886). — Schimper, A. F. W., Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **16**, 1 (1885). — Strugger, S., Zur Analyse der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Erythrosin. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **49**, 453 (1931). — Ders., Beiträge zur Analyse der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. *Protoplasma* **26**, 56 (1936). — Ders., Die Vitalfärbung der Chloroplasten von *Helodea* mit Rhodaminen. *Flora* **131**, 113 (1936). — Weier, E., The structure of the non-starch containing chloroplast. *Amer. Journ. of Bot.* **23**, 645 (1936). — Wieler, A., Über den Bau der Chlorophyllkörner. *Protoplasma* **26**, 295 (1936).

Tafelerklärung.

Fig. 1. Chloroplasten aus dem Schwammparenchym des Blattes von *Aspidistra elatior* im ungefärbten Zustande mit dem Lifa-Grünfilter No. 200 b aufgenommen. Zeiss Apochromat 1,5 mm, Periplanat 12×. Granastruktur nur schwach erkennbar.

Fig. 2. Dasselbe Objekt unter den gleichen Bedingungen aufgenommen, nur 15 Minuten mit Rhodamin B 1:1000 vital gefärbt. Es färben sich deutlich elektiv die Chlorophyllscheiben (Grana).

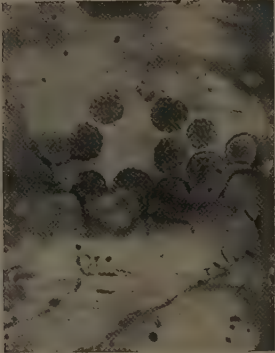
Fig. 3. Dasselbe Objekt 15 Minuten mit Rhodamin B 1:1000 vital gefärbt, aber eine andere Stelle des Präparates. Die elektive Granafärbung ist besonders deutlich zu erkennen.

Fig. 4. Blattzellen der normalen Pflanzen von *Helodea canadensis* 5 Minuten mit Rhodamin B 1:1000 vital gefärbt. Die elektive Granafärbung ist zu erkennen. Zeiss Apochromat 1,5 mm, Periplanat 12×. Lifa-Grünfilter No. 200 b.

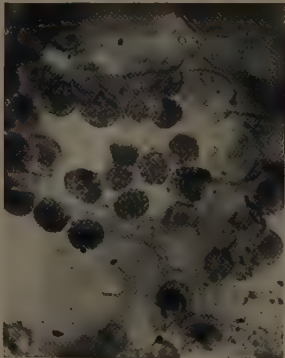
Fig. 5. Die Löslichkeit der geprüften Rhodamine in Olivenöl. Von links nach rechts: Rhodamin B, Rhodamin 6 G, Rhodamin S, Sulforhodamin S, Sulforhodamin G, Violamin R. Nur die Rhodamine B und 6 G sind öllöslich.



1



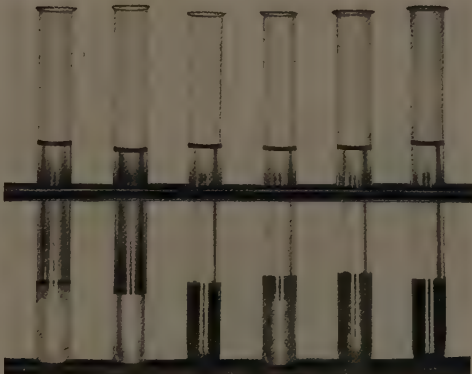
2



3



4



5

Untersuchungen über die pH-Abhängigkeit der Plastidenfärbung mit Säurefuchsin und Toluidinblau in fixierten pflanzlichen Zellen.

Von **Horst Drawert.**

(Aus der Botanischen Anstalt der Universität Jena.)

Mit 4 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Die in neuerer Zeit von Strugger (1935, 1936) durchgeführten Untersuchungen über Vitalfärbung pflanzlicher Gewebe mit Neutralrot ergaben eine pH-Abhängigkeit der Farbstoffspeicherung. Dabei verhielten sich die einzelnen Zellbestandteile verschieden, so speicherten die Vakuolen den Farbstoff bei einer geringeren C_H der Farblösung, als die Zellmembranen. Durch Variieren des Säuregrades der Farblösung kann man also mit Neutralrot eine reine Membran- oder eine reine Vakuolenfärbung erhalten. Ich konnte diese Ergebnisse Struggers vollauf bestätigen (Drawert, 1937).

Als einen der Grundfaktoren für die Möglichkeit der Farbstoffspeicherung möchte ich elektrische Ladungsunterschiede zwischen der Farblösung einerseits und dem den Farbstoff adsorbierenden Körper andererseits heranziehen. Für eine aktive Adsorption des Farbstoffes ist demnach in erster Linie der isoelektrische Punkt (I.E.P.) des adsorbierenden Stoffes verantwortlich zu machen. Daß daneben auch noch andere Faktoren, wie Dispersitätsgrad und Dissoziation der Farbstofflösung, Quellungsgrad und damit zusammenhängende Permeabilitätsänderung des zu färbenden Körpers zu beachten sind, ist wohl selbstverständlich. Aber diese Faktoren üben erst in zweiter Linie auf die Färbung einen Einfluß aus.

Welche hervorragende Rolle der I.E.P. der einzelnen Zellbestandteile für die Farbstoffspeicherung spielt, geht aus meinen Versuchen mit Säurefuchsin und Orange G an Algen hervor (Drawert, 1937). Die Algen färbten sich mit diesen sauren Farbstoffen erst bei relativ hoher C_H der Farbstofflösungen. Weiter spricht auch mein auf S. 416 (Planta, Bd. 26, H. 3) beschriebener Elektrolyseversuch dafür, daß

ebenso wie für die lebenden auch für die toten Gewebe diese Abhängigkeit der Färbung von ihrem I. E. P. besteht.

Da die meisten Pflanzen höhere Wasserstoffionenkonzentrationen, wie sie für eine Adsorption saurer Farbstoffe notwendig ist, nicht vertragen können, untersuchte ich im Anschluß an meinen oben erwähnten Elektrolyseversuch das Verhalten fixierter pflanzlicher Zellen und Gewebe gegenüber verschiedenen gepufferten Farblösungen. Meine vitalen Färbungsversuche mit Säurefuchsin und Orange G führten häufig zu einem letalen Ausgang. Sobald nun die Algen abgestorben waren, speicherten bei genügend hoher C_H die Chromatophoren sämtlichen Farbstoff, den sie nach Übertragung in Leitungs- oder dest. Wasser gleich wieder abgaben. Ich beschränke mich deshalb in den folgenden Versuchen über die pH-Abhängigkeit der Färbung fixierter Gewebe zunächst nur auf die Plastiden.

Über den Einfluß der C_H auf die Färbung toter Gewebe liegen bis jetzt nur wenige Arbeiten vor. An Modellversuchen mit Gelatine konnte u. a. bereits Rhode (1917) eine pH-Abhängigkeit der Farbstoffadsorption feststellen. So gab z. B. mit basischen Farbstoffen bei geringerer C_H gefärbte Gelatine nach Erhöhung der Wasserstoffionenkonzentration der Außenlösung, entsprechend einer dadurch bedingten verminderten Farbaufnahmefähigkeit, Farbe ab. Dann sind hier vor allem die grundlegenden Arbeiten von Pischinger (1926, 1927) an Modellen (Gelatine und Hühnereiweiß) und an zoologischen histologischen Präparaten mit Cyanol als saurem und Toluidinblau als basischem Farbstoff zu nennen. Danach erweist sich auch die Färbungsintensität fixierter tierischer Gewebe von der C_H der Farblösung abhängig; bei hoher C_H wird an erster Stelle Cyanol, bei niedriger C_H dagegen Toluidinblau aufgenommen. Pischinger bringt den Reaktionsbereich mit dem isoelektrischen Punkt des adsorbierenden Mittels in Zusammenhang und benutzt das verschiedene färberische Verhalten zur Bestimmung des isoelektrischen Punktes tierischer Gewebe. Weiter konnte Pischinger mit seiner Methode bestimmte, durch ihre extremen Ladungsverhältnisse charakterisierte Gewebe ohne Differenzierung färberisch herausheben.

Auf botanischem Gebiet befaßt sich eingehender mit der Frage der pH-Abhängigkeit der Färbung fixierter Gewebe nur eine Arbeit von Naylor (1926) an in Chrom-Essigsäure fixierten Wurzelspitzen. Auch Naylor bringt das verschiedene Verhalten der einzelnen Bestandteile des Kernes gegen saure und basische Farbstoffe mit dem I. E. P. der ersteren in Zusammenhang. So gelingt es ihm in wässerigen

Farblösungen gefärbte, sich teilende Kerne durch Nachwaschen mit entsprechenden Phosphatpuffern zu differenzieren. Weiter geht noch Czaja (1934) auf die unterschiedliche Adsorptionsfähigkeit der Zellwand für basische Farbstoffe im alkalischen und im sauren Farbbad ein.

Ein näheres Eingehen auf die Ergebnisse und ihre theoretischen Ausdeutungen durch die erwähnten Autoren soll einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben. Bevor ich jetzt meine eigenen Versuche an Plastiden beschreibe, will ich über eine Schnellfärbemethode des Kernes und der Plastiden, die sich besonders zur Fixierung und Färbung von Algen eignet, berichten.

II. Methode zur Schnellfärbung von Plastiden mit Säurefuchsin und Essigsäure.

Zur Fixierung von Süßwasseralgen eignet sich Eisessig besonders gut. Die Essigsäure dringt so schnell in das Objekt ein, daß keine Schrumpfungen eintreten. Die Alge bietet nach der Fixierung ein vollkommen lebenswahres Bild, nur daß die Chromatophoren die gelblich-braune Säurefarbe des Chlorophylls annehmen. Setzt man nun dem Eisessig Säurefuchsin als Farbstoff bei, so speichern vor allem der Kern und die Chromatophoren begierig den Farbstoff, da die Essigsäure die für eine intensive Färbung der Plastiden notwendige C_H besitzt.

Die kräftigste und schnellste Färbung erhielt ich bei getrennter Zugabe der beiden Medien in folgender Reihenfolge: In einen Tropfen Säurefuchsinlösung, 1:1000 in dest. Wasser, bringt man die lebende Algenwatte und gibt dann einen Tropfen Eisessig hinzu; sofort sind die Algen fixiert und gefärbt. Bei einer ausreichenden Algenmenge wird der Farbstoff restlos gespeichert, so daß die tiefrot gefärbten Algenfäden von einer völlig farblosen Flüssigkeit umgeben werden. Bequemer ist jedoch die Verwendung eines fertigen Gemisches. Als günstigste Zusammensetzung erwies sich: Säurefuchsin in dest. Wasser im Verhältnis 1:1000 gelöst, zu dieser Farblösung Eisessig im Verhältnis 1:1.

Bei Behandlung von *Spirogyren* mit dieser Mischung färben sich im Bruchteil einer Minute die Kerne tief karminrot. Die Chromatophoren sind dagegen zinnoberrot, die von einem hellen Hof umgebenen Pyrenoide leuchtend rot gefärbt (Fig. 1), während das Zytoplasma sich nur schwach rot tingiert (Fig. 2). Die Struktur der Plastiden bleibt dabei erhalten, auch die Granastruktur der Plastiden der höheren Pflanzen. Als Versuchsobjekte benutzte ich neben *Spirogyra*- und

Oedogonium-Arten noch *Fontinalis antipyretica*, *Sphagnum spec.*, *Helodea canadensis* und *H. densa*, *Pelargonium zonale* und als Beispiel für Leukoplasten die Perikarpzellen der Beeren von *Symphoricarpos racemosus*. Auch an Herbarmaterial lassen sich mit dieser Methode die Plastiden

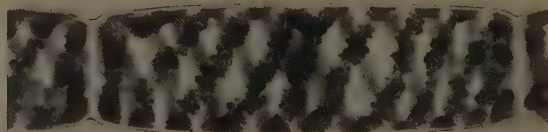


Fig. 1. *Spirogyra spec.* mit einem Gemisch von Säurefuchsinlösung und konz. Essigsäure fixiert und gefärbt (Farbstoffkonzentration 1:2000). Chromatophoren zinnoberrot, Pyrenoide leuchtend rot gefärbt, Zellwand farblos. In der Mitte ist der Schatten des karminrot gefärbten Zellkernes sichtbar. Aufnahme mit Lifa-Grünfilter Nr. 200b, Objektiv 40 $\times$ und Okularperiplanat 10 $\times$.

noch gut herausfärben. Die Färbung versagt aber natürlich an Objekten mit starker Kutikula, wie z. B. bei den *Selaginella*-Arten.

Die so gefärbten Objekte kann man für längere Zeit in Glycerin, dem man einen Tropfen Essigsäure zusetzt, aufbewahren. Es empfiehlt sich, um das Deckglas einen Rand von Venetianischem Terpentin zu legen, um ein allmähliches Verdunsten der Essigsäure zu verhindern. Doch zeigte sich mehr oder weniger schnell eine störende Erscheinung. Die Essigsäure entmischt das Chlorophyll bzw. die das Chlorophyll führende Phase, und es treten an der Oberfläche der Chloroplasten stark lichtbrechende, braunrot gefärbte Tröpfchen auf. Makroskopisch konnte

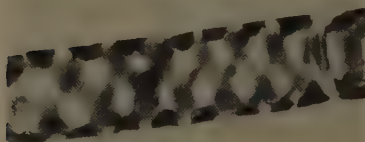


Fig. 2. *Spirogyra spec.* fixiert und gefärbt, wie in Fig. 1. Auf den Zellkern scharf eingestellt. Zellkern tief karminrot gefärbt, um den Zellkern ist das schwach-rot gefärbte Plasma zu erkennen. Aufnahme mit Lifa-Grünfilter Nr. 200b, Objektiv 40 $\times$ und Okularperiplanat 10 $\times$.

schon Kraus (1872) an Chlorophyllauszügen nach Zugabe von Säuren einen gelbbraunen Niederschlag nach einiger Zeit nachweisen. An nur mit Essigsäure ohne Farbstoff behandelte Chloroplasten traten auch die Tröpfchen auf und zeigten dann dieselbe gelbbraune Farbe, wie sie Kraus von seinem erhaltenen Niederschlag beschreibt.

Es sei noch kurz darauf hingewiesen, daß Breslawetz (1926) die Bildung ähnlicher Tröpfchen, gekoppelt mit einer Abnahme der Farbintensität des Chloro-

phylls, bei der Degeneration der Plastiden im Herbst in den Blättern von *Acer platanoides* beobachtete. Dies dürfte entweder auf eine Aziditätssteigerung in dem Gewebe der absterbenden Blätter deuten oder auf eine Permeabilitätsänderung der Plasmagrenzschichten, so daß der saure Zellsaft freien Zutritt zu den Plastiden hat.

Will man mit Essigsäure fixierte Präparate länger aufbewahren und diese Tröpfchenbildung umgehen, so läßt man das Objekt einige Zeit in der Essigsäure liegen, spült dann mit dest. Wasser nach und färbt jetzt erst mit der Säurefuchsin-Essigsäuremischung, wenn man es bei höheren Pflanzen nicht vorzieht, alkoholfixiertes Material zu nehmen, da hier ja kein Chlorophyll mehr vorhanden ist.

Da das Säurefuchsin die einzelnen Bestandteile des Plasmas in aller kürzester Zeit (bei *Spirogyra* in einigen Sekunden) ganz elektiv herausfärbt, eignet sich diese Methode sehr gut für Demonstrationszwecke etwa im Praktikum und besitzt z. B. gegenüber der häufig angewandten Methode, den Kern von *Spirogyra* mit Jod sichtbar zu machen, die Vorzüge, daß die Struktur der Algen vollkommen naturgetreu erhalten bleibt und der tief karminrot gefärbte Kern sich deutlich von dem Zinnoberrot der Chromatophoren abhebt (Fig. 1 u. 2). Die Zellwand bleibt farblos.

Vom theoretischen Standpunkt einer elektrostatischen Farbstoffspeicherung müßten selbstverständlich alle sauren Farbstoffe in Verbindung mit Essigsäure die entsprechenden Färbungen geben. So kann man auch z. B. die gleichen Resultate mit Orange G und Lichtgrün erhalten. Andere saure Farbstoffe, wie etwa Erythrosin und Phloxin dagegen flocken bei der relativ hohen C_H der Essigsäure bereits aus oder verlieren ihre Farbe, sind deshalb praktisch nicht verwendbar. Ich wählte Säurefuchsin erstens in Anlehnung an die in der Mikrotechnik übliche Altmannsche Säurefuchsinmethode zur Färbung der Plastiden und zweitens, weil Säurefuchsin den größten Kontrast zwischen Kern und Chromatophoren hervorruft.

Zur Färbung von Proplastiden ist diese Methode ungeeignet, da die hohe C_H der Essigsäure die Proplastiden zerstört; denn nach Anderson (1936) muß das Fixierungsmittel alkalischer als $pH = 4,2-5,2$ sein, damit die Proplastiden nach der Fixierung erhalten bleiben.

III. Quantitative Untersuchungen über die Abhängigkeit der Färbungsintensität der Plastiden von der C_H der Farblösung.

a) Methodik.

Für die quantitativen Untersuchungen benutzte ich Farbstamm-lösungen von Säurefuchsin, bzw. Toluidinblau im Verhältnis 1 : 1000 in dest. Wasser gelöst. Als Puffer verwendete ich folgende für die ein-

zelnen pH-Werte abgestuften Gemische (vgl. Michaelis, 1926): Für die pH-Werte 1,3—3,8 = $\frac{1}{10}$ n. Salzsäure + $\frac{1}{100}$ mol. primäres Kaliumphosphat, für die pH-Werte 3,8—6,0 = $\frac{1}{10}$ n. Essigsäure + $\frac{1}{10}$ mol. Natriumazetat, für die pH-Werte 6,0—8,0 = $\frac{1}{15}$ mol. primäres Kaliumphosphat + $\frac{1}{15}$ mol. sekundäres Natriumphosphat, und die pH-Werte 8,0—12,0 wurden mit $\frac{1}{15}$ mol. primäres Kaliumphosphat + $\frac{1}{15}$ mol. tertiäres Kaliumphosphat hergestellt. Von den Azetat- und Phosphatpuffern verdünnte ich 30 cm³ Puffergemisch mit 70 cm³ dest. Wasser. Für die saueren Puffer kam einmal dest. und für die alkalischen doppelt dest. H₂O zur Anwendung. Der untersuchte Aziditätsbereich umfaßte also die pH-Werte von 1,3—12,0.

Die abgestuften Farblösungen erhielt ich durch Mischung der Farbstammlösung mit den verschiedenen Pufferlösungen im Verhältnis 1:1, so daß die zur Verwendung kommenden Farblösungen immer die Farbstoffkonzentration 1:2000 hatten. Die pH-Werte der Farblösungen und der Puffergemische bestimmte ich durch Messung der C_H mit der Wasserstoffelektrode in Verbindung mit dem Ionometer der Firma Lautenschläger, München, das eine direkte Ablesung des pH-Wertes ermöglicht.

Als Versuchsobjekte dienten mir in Alkohol fixierte ausgewachsene Blätter von *Helodea canadensis* und in Eisessig fixierte verschiedene Arten von *Spirogyra*. Die Objekte wurden in die gepufferten Farblösungen gelegt und nach 15 Minuten in den der Farblösung entsprechenden Puffer übertragen, in dem sie bis zur mikroskopischen Beobachtung verblieben.

b) Versuchsergebnisse.

Im folgenden soll nur auf die Intensität der Plastidenfärbung Wert gelegt und das Verhalten der anderen Zellbestandteile außer Acht gelassen werden. Die mitgeteilten Beobachtungen beziehen sich nur auf in Alkohol fixierte erwachsene Blätter von *Helodea canadensis*, wenn nichts anderes vermerkt ist.

1. Säurefuchsinfärbung.

In dem pH-Bereich von 1,3—3,1 zeigten die Plastiden eine sehr intensive rote Färbung. Vom pH-Wert 3,1—4,1 nahm die Intensität des Farbtönen rasch ab, und bei pH = 4,5 waren nur noch die Plastiden in den untersten Basalzellen an der Abrißstelle des Blattes gefärbt, sonst war das ganze Blatt ungefärbt. Von pH = 5,0 an adsorbierten auch die Plastiden in der Abrißzone keine Farbe mehr. Diese An-

gaben beziehen sich auf das ganze Blatt mit Ausnahme der Mittelrippe, die sich abweichend verhielt.

Die Chlorophyllbänder der in Essigsäure fixierten *Spirogyren* speicherten schon von dem pH-Wert 3,8 an keinen Farbstoff mehr. In Alkohol fixierte *Spirogyren* konnte ich leider nicht verwenden, da die Fäden nach Alkoholzugabe schrumpften oder platzten.

2. Toluidinblaufärbung.

Wenn auch für fixierte Gewebe die Annahme einer elektrostatischen Farbstoffspeicherung zutreffen sollte, müßten die Plastiden in der Nähe des pH-Wertes, bei dem sie aufhören den sauren Farbstoff zu speichern, mit der Aufnahme basischer Farbstoffe beginnen. In unserem Falle würde das also theoretisch ungefähr bei dem pH-Wert 4,5 eintreten. Die Versuchsergebnisse bestätigen diese Annahme. Von pH = 1,3—4,3 unterblieb die Aufnahme des Toluidinblaus durch die Plastiden, erst bei einem pH-Wert von 4,45 wiesen die Plastiden der Spitzenzone in den Blättern eine schwache hellblaue Färbung auf, die sich bei pH = 5,1 auch auf die anderen Teile des Blattes ausdehnte, aber erst um pH = 5,8 an Intensität zunahm. Die Farbintensität stieg dann weiter an etwa bis zum pH-Wert 6,9, blieb auf gleicher Höhe bis zu pH = 10,5, und sank dann schnell ab, so daß die Plastiden bei pH = 11,7 wieder praktisch ungefärbt waren. Dies ließe sich vielleicht mit einer Entladung des Toluidinblaus erklären (Umschlagspunkt ungefähr bei pH = 10).

Fassen wir die Versuchsergebnisse nochmals kurz in einer Tabelle zusammen, so ergibt sich folgendes Bild (die Anzahl der Kreuze soll die Farbintensität wiedergeben):

IV. Modellversuche mit Gelatine.

Wie die Plastiden muß sich jeder Ampholyt gegen saure und basische Farbstoffe verhalten. So hat schon Pischinger (1926) das Verhalten von Gelatine und Hühnereiweiß gegen Cyanol und Toluidinblau bei verschiedener C_H untersucht. Ich prüfte die Ergebnisse von Pischinger an Gelatine mit meinen Farbstoffen (Säurefuchsin und Toluidinblau) mit etwas abgeänderter Methodik nach.

pH der Farblösung	Säurefuchsin	Toluidinblau
1,5	++++	—
2,5	++++	—
3,0	+++	—
3,5	++	—
4,5	+	+
5,5	—	++
6,5	—	+++
7,5	—	++++
8,5	—	++++
9,5	—	++++
10,5	—	+++
11,5	—	—

a) Methodik.

Pischinger beließ 0,05 g Gelatine für 24 Stunden in den verschieden gepufferten Farblösungen, löste sie dann in erwärmtem Wasser auf und verglich diese Lösung im Krüsschen Kolorimeter mit einer Farblösung von bekanntem Farbstoffgehalt. Ich legte Gelatinefolien (10:15 mm) für 30 Minuten in 10 cm³ der verschieden gepufferten Farblösungen, wie ich sie für meine Versuche mit *Helodea canadensis* verwendete. Darauf wurden sie oberflächlich mit dest. Wasser abgespült und unter Erwärmen in 5 bzw. 7 cm³ des entsprechenden Puffergemisches gelöst. Im Pulfrich-Photometer der Firma C. Zeiss, Jena, verglich ich nun die Absorption monochromatischen Lichtes (Komplementärfarbe zur Farblösung) mit der im selben Verhältnis verdünnten Stammfarblösung.

Die erhaltenen beiden Kurven für die aufgenommene Farbstoffmenge stimmen weitgehend mit denen von Pischinger überein. Auch ihr Schnittpunkt liegt um den pH-Wert 4,0, der theoretisch mit dem I. E. P. der Gelatine zusammenfallen müßte.

Diese Methode konnte aber Fehler enthalten, da sich bei dem großen von mir untersuchten pH-Bereich der Farbton des Säurefuchsin und des Toluidinblaus bei den verschiedenen pH-Werten etwas änderte. Das monochromatische Licht blieb aber in seiner Farbe immer das gleiche, es ist daher wohl anzunehmen, daß die erhaltene Absorptionskurve mit der wirklich aufgenommenen Farbstoffmenge nicht vollkommen übereinstimmt. Daraus erkläre ich mir auch das Abweichen des Schnittpunktes der Kurven von dem von anderen Autoren gefundenen I. E. P. der Gelatine (bei pH = 4,7).

Aus dem angeführten Grunde benutzte ich noch eine andere Methode, die mir auch gestattete, gleichzeitig die Diffusion des Farbstoffes und die Quellung der Gelatine zu bestimmen. In Reagenzgläsern von gleichen Volumina füllte ich bis zu einer bestimmten Höhe eine 5%ige Gelatinelösung (in dest. Wasser gelöst) und überschichtete diese nach ihrem Erstarren für 4 Tage mit 5 cm³ verschieden gepufferten Farblösungen (1:2000). Oder ich pufferte die Gelatine und benutzte in dest. Wasser gelöste Farblösungen (1:2000). Beide Versuchsanordnungen ergaben dieselben Resultate. Zur Bestimmung der aufgenommenen Farbstoffmenge goß ich die überstehende Farblösung ab, spülte kurz mit dest. Wasser nach und löste die Gelatine unter Erwärmen in 30 cm³ dest. Wasser. Diese Lösungen brachte ich durch Zugabe von n/10 Salzsäure auf den gleichen pH-Wert, um in allen Fällen denselben Farbton zu erhalten. Damit auch überall dieselbe

Verdünnung gewährleistet war, glich ich noch die Volumina durch Zugabe von dest. Wasser aus. Darauf photometrierte ich diese Lösungen gegen die Farblösung, die im Versuch mit Säurefuchsin den tiefsten pH-Wert und mit Toluidinblau den höchsten pH-Wert hatte. Bei der Aufstellung der Kurven setzte ich für die Lichtabsorption dieser Vergleichslösungen = 100%. Der tiefste Wert für die Lichtabsorption im Säurefuchsinversuch betrug 23%. Um nun diese Kurve mit der Kurve für das Toluidinblau vergleichen zu können, wählte ich für die Toluidinblaulösung zwei Küvetten, bei denen der Unterschied zwischen höchstem und tiefstem Wert für die Lichtabsorption ebenfalls 77% betrug.

Die Diffusionsgeschwindigkeit bestimmte ich durch Ausmessen des von dem Farbstoff in 4 Tagen zurückgelegten Diffusionsweges.

b) Versuchsergebnisse.

In Fig. 3 sind die erhaltenen Daten in Kurvenform wiedergegeben. Danach decken sich die an Gelatine erhaltenen Ergebnisse vollkommen mit den an Plastiden gefundenen. Die Farbstoffspeicherung nimmt bei sauren Farbstoffen mit steigender C_H der Farblösung zu, für basische Farbstoffe dagegen

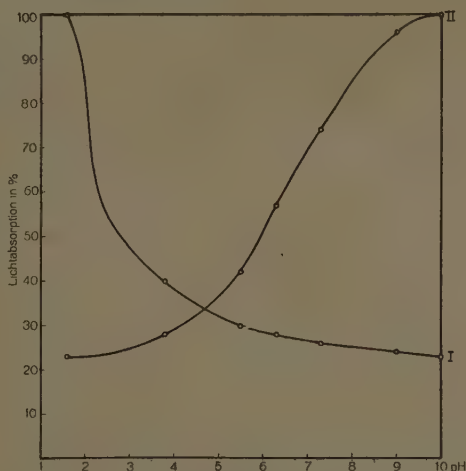


Fig. 3. Die von Gelatine mit verschiedener C_H in 4 Tagen aus einer Farblösung 1:2000 in dest. Wasser gelöst, aufgenommene Farbstoffmenge. Indirekt durch die Lichtabsorption (s. Text) bestimmt. Kurve I für Säurefuchsin, Kurve II für Toluidinblau. Abszisse: pH-Werte der Gelatine. Ordinate: Absorption von monochromatischem Licht (Komplementärfarbe der Farblösung) in %, als Maß für die aufgenommene Farbmenge (Farbdichte).

ab und umgekehrt. Der Schnittpunkt der beiden Kurven liegt hier ungefähr um $\text{pH} = 4,7$. Nach der in Fig. 4 wiedergegebenen Quellungskurve müßte der I. E. P. der Gelatine zwischen $\text{pH} = 4,5$ — $5,0$ liegen, so daß es wohl erlaubt ist, den Schnittpunkt der beiden Kurven gleich dem I. E. P. der Gelatine zu setzen, zumal, wie ich schon oben erwähnte, dieser Wert mit dem von anderen Autoren mit den verschiedensten Methoden gefundenen I. E. P. der Gelatine im Einklang steht.

Entgegengesetzt wie die aufgenommene Farbstoffmenge verhält sich, wie die Kurven in Fig. 4 belegen, der Diffusionsweg. Wenn wir von dem ersten Wert für Säurefuchsin absehen (bei $\text{pH} = 1,6$), der hier vielleicht durch die starke Quellung der Gelatine bedingt ist, nimmt der Diffusionsweg für den sauren Farbstoff mit steigender C_H ab und für den basischen Farbstoff zu. Auch diese Befunde bestätigen die Resultate Pischingers (1927), der dasselbe für die Farbstoffe

Kristallponceau und Methylenblau fand.

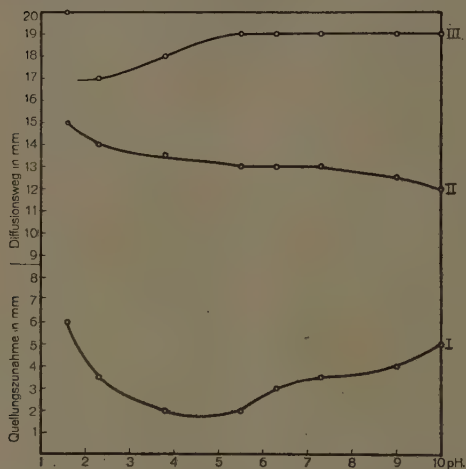


Fig. 4. Die Länge des Diffusionsweges einer Säurefuchsin- (Kurve III) und einer Toluidinblaulösung (Kurve II) in Gelatine von verschiedener C_H . Versuchsdauer 4 Tage. Kurve I = Quellungszunahme der Gelatine. Abszisse: pH-Werte der Gelatine. Ordinate: Für Kurve II und III = Länge des Diffusionsweges in mm, für Kurve I = Quellungszunahme der Gelatine in mm.

Wie schon Pischinger angibt, diffundiert Toluidinblau — wie Methylenblau und Neuralrot — in zwei Zonen. In der Gelatinesäule setzt sich deutlich eine obere, dunkelblaue Zone gegen eine anschließende hellblaue Zone ab. Pischinger nennt diese beiden Zonen nach v. Möllendorf Anfangszone (die obere) und Endzone (die untere). Mit abnehmender C_H wird die Grenze der beiden Zonen immer ausgeprägter. In der in Fig. 4 wiedergegebenen Kurve ist nur die Anfangszone berücksichtigt, da sie durch ihre scharfen Grenzen ein genaueres Ausmessen gestattete; die Endzone ging dagegen allmählich in den farblosen unteren Teil der Gelatinesäule über. Die Kurve entspricht in ihrem Verlauf aber auch dem gesamten

Diffusionsweg (Anfangs- + Endzone), da die beiden Zonen untereinander immer dasselbe Verhältnis aufwiesen.

V. Besprechung der Ergebnisse.

Die beschriebenen Resultate sprechen für eine elektrostatische Farbstoffaufnahme auch bei toten pflanzlichen Geweben. Es geht daraus hervor, welche wichtige Rolle der I. E. P. für die Färbung fixierter Objekte spielt. So erscheint es sehr wahrscheinlich, daß das häufige Fehlschlagen mancher histologischer Färbungsmethoden darauf zurückzuführen ist, daß man bis jetzt erstens auf den Säuregrad der Farblösungen

und zweitens auf den I.E.P. des zu färbenden Gewebes, der seinerseits voraussichtlich weitgehend von dem verwendeten Fixiermittel beeinflusst sein dürfte zu wenig geachtet hat. So liegt z. B. der I.E.P. für überlebende Chloroplasten bei $\text{pH} = 2,8-3,2$ (nach Yamaha und Ishii, 1933), bei meinem in Alkohol fixierten Material zwischen $\text{pH} = 4,0-4,5$ und bei *Spirogyra* nach Fixierung mit Essigsäure etwa bei $\text{pH} = 3,5$. Ob aber bei phylogenetisch so weit auseinanderliegenden Pflanzen wie *Helodea* und *Spirogyra* ein Vergleich zulässig ist, will ich offen lassen. Yamaha und Ishii stellten allerdings an Algen und höheren Pflanzen für überlebende Chloroplasten ungefähr denselben I.E.P. fest. Weiter fanden Yamaha und Ishii durch Kataphoreseversuche an in Alkohol und in Chromessigsäure fixierten Zellkernen einen Unterschied von 1,5 pH-Einheiten. Es ist daher wohl leicht verständlich, daß ein Teil der bisher gebräuchlichen histologischen Färbungsmethoden nur bei Verwendung bestimmter Fixiermittel brauchbare Resultate lieferte.

Es ergibt sich daraus die notwendige Folgerung, durch quantitative Versuche den Zusammenhang zwischen der Farbstoffspeicherung und dem I.E.P. der einzelnen Zellbestandteile der verschiedenen Gewebearten aufzuklären. Daß dem Alter der Zellen dabei auch eine gewisse Bedeutung zukommt, geht aus den Angaben von Yamaha und Ishii (1933) über den I.E.P. isolierter überlebender Zellkerne von *Tradescantia reflexa* hervor; danach besitzt der embryonale Zellkern seinen I.E.P. bei $\text{pH} = 4,0$ und der erwachsene Zellkern bei $\text{pH} = 3,0-3,2$. Voraussetzung ist dabei natürlich, daß auch nach der Fixierung diese Unterschiede zwischen embryonalen und Dauergeweben erhalten bleiben, bloß daß sie nach den oben erwähnten Befunden, je nach dem verwendeten Fixiermittel, zur sauren oder zur alkalischen Seite hin verschoben sein dürften.

Bei den Gelatineversuchen ist besonders hervorzuheben, daß der Diffusionsweg nicht mit der aufgenommenen Farbstoffmenge parallel geht, sondern gerade entgegengesetzt verläuft. Diese Tatsache spricht sehr dafür, daß auch bei der Diffusionsgeschwindigkeit das Ladungsverhältnis zwischen Farbstoff und Gelatine in hohem Maße beteiligt ist (vgl. auch Pischinger, 1927). Das Säurefuchsin ist als saurer Farbstoff elektronegativ geladen, muß folglich auf der sauren, elektropositiven Seite des I.E.P. der Gelatine stärker adsorbiert werden als das elektropositiv, also der Gelatine gleichnamig, geladene Toluidinblau. Je größer nun aber die Adsorption des Farbstoffes durch die Gelatine ist, desto stärker muß der Farbstoff in seiner Wanderungs-

geschwindigkeit gehemmt werden, während bei gleicher elektrischer Ladung zwischen Gelatine und Farbstoff die Diffusion gleichmäßig verläuft oder bei zunehmender Ladung sogar gefördert wird, da die Adsorption mit zunehmender Ladung bei gleichem elektrischen Vorzeichen immer geringer werden muß. Die Diffusionskurven in Fig. 4 bestätigen diese Auffassung.

Wie aus einem Vergleich der beiden Diffusionskurven in Fig. 4 und der Kurven für die aufgenommene Farbstoffmenge in Fig. 3 mit der Quellungskurve der Gelatine in Fig. 4 hervorgeht, scheint die Quellung, wenn wir von dem Wert für Säurefuchsin bei $\text{pH} = 1,6$ absehen, so gut wie keinen Einfluß auf die adsorbierte Farbstoffmenge und die Diffusionsgeschwindigkeit, jedenfalls bei Gelatine, zu haben; denn sonst müßte, nach dem Quellungsgrad der Gelatine zu schließen, für Toluidinblau die aufgenommene Farbstoffmenge und der Diffusionsweg bei $\text{pH} = 10$ ungefähr den bei $\text{pH} = 2$ gefundenen Werten entsprechen.

Das Säurefuchsin wird zu den umladbaren Farbstoffen gezählt, ich konnte aber in dem von mir verwendeten pH -Bereich keine Umladung beobachten. Um aber ganz sicher zu gehen, unternahm ich Kontrollversuche mit Lichtgrün, die dieselben Resultate lieferten.

Da die Ergebnisse nicht nur für die Färbung von fixiertem Material, sondern auch für die theoretische Fassung der Vitalfärbung von Bedeutung sein können, und da uns die von mir beschriebenen Färbungsversuche, wenn wir z. B. an das unterschiedliche Verhalten der Plastiden in der Mittelrippe des *Helodea*-Blattes denken, vielleicht einen Einblick gewähren können, wie weit protoplasmatische Unterschiede nach der Fixierung erhalten bleiben, habe ich weitere, ausgedehntere Versuche bereits in Angriff genommen.

VI. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Ein Gemisch von 1 Teil Eisessig + 1 Teil Säurefuchsinlösung (1 : 1000 Wasser) wird zur Fixierung und Schnelfärbung von Plastiden benutzt.
2. Da bei Algen wie *Spirogyra* und *Oedogonium* eine schnelle elektive Färbung des Kernes, der Chromatophoren, der Pyrenoide und des Zytoplasmas eintritt, eignet sich diese Methode für Demonstrationszwecke.
3. Die so gefärbten Objekte geben nach Übertragung in Leitungs- oder destilliertem Wasser den Farbstoff wieder ab. Es wurde deshalb quantitativ an Plastiden die Speicherung von sauren (Säurefuchsin)

und basischen Farbstoffen (Toluidinblau) bei verschiedener C_H der Farblösung untersucht.

4. In dem untersuchten pH-Bereich 1,3—12,0 konnte keine Umladung des Säurefuchsin beobachtet werden. Mit Lichtgrün durchgeführte Kontrollversuche zeigten dieselben Ergebnisse.
5. In dem pH-Bereich 1,5—4,5 adsorbierten die Plastiden der ausgewachsenen, in Alkohol fixierten Blätter von *Helodea canadensis* das Säurefuchsin. Die Intensität der Farbe nahm mit steigender C_H zu, während über $pH = 4,5$ der Farbstoff überhaupt nicht mehr adsorbiert wurde. Umgekehrt verhielt sich die Speicherung des Toluidinblaus, die in dem pH-Bereich 4,5—10,5 stattfand und die größte Intensität bei $pH = 7,5$ —10,0 aufwies. Von $pH = 10,5$ an aufwärts nahm die Toluidinblauadsorption schnell ab, was vielleicht mit einer Entladung des Farbstoffes zusammenhängt.
6. Modellversuche mit Gelatine ergaben dieselben Ergebnisse. Unter $pH = 4,7$, dem I. E. P. der Gelatine, wurde das Säurefuchsin adsorbiert und über $pH = 4,7$ das Toluidinblau. Die von Pischinger (1926, 1927) erhaltenen Befunde werden damit bestätigt.
7. Der Diffusionsweg in Gelatine verhält sich umgekehrt wie die Farbstoffadsorption. Für den sauren Farbstoff steigt die aufgenommene Farbstoffmenge mit der C_H , während der Diffusionsweg mit steigender C_H fällt. Der basische Farbstoff verhält sich in beiden Punkten gerade entgegengesetzt.
8. Die Farbstoffspeicherung und der Diffusionsweg konnten mit dem Quellungsgrad der Gelatine bei verschiedener C_H in keinen direkten Zusammenhang gebracht werden.
9. Die erhaltenen Versuchsergebnisse sprechen sehr dafür, daß die elektrostatische Adsorption als Hauptfaktor für die Farbstoffaufnahme und die Diffusionsgeschwindigkeit anzusehen ist. Der I. E. P. des adsorbierenden Körpers und die C_H der Farblösung sind demnach nicht nur für die Vitalfärbung, sondern auch für die Färbung fixierter pflanzlicher Gewebe von ausschlaggebender Bedeutung.

Literaturverzeichnis.

Anderson, L. E., Mitochondria in the life cycles of certain higher plants. Amer. Journ. of Bot. **23**, 490 (1936). — Breslawetz, L., Die Entwicklung und allmähliche Degeneration der Plastiden in Blättern einiger Arten während des Sommers. Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat. **3**, 38 (1926). — Czaja, A. Th., Untersuchungen über metachromatische Färbungen von Pflanzengeweben. II. Basische Farbstoffe. Planta **21**, 531 (1934). — Drawert, H., Untersuchungen über den Erregungs- und den Erholungsvorgang in pflanzlichen Geweben nach elektrischer

und mechanischer Reizung. *Planta* **26**, 391 (1937). — Kraus, G., Zur Kenntnis der Chlorophyllfarbstoffe und ihrer Verwandten. Stuttgart 1872. — Michaelis, L., Praktikum der physikalischen Chemie, 3. Aufl. Berlin 1926. — Naylor, E. E., The hydrogen-ion concentration and the staining of sections of plant tissue. *Amer. Journ. of Bot.* **13**, 265 (1926). — Pischinger, A., Die Lage des isoelektrischen Punktes histologischer Elemente als Ursache ihrer verschiedenen Färbbarkeit. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.* **3**, 169 (1926). — Ders., Diffusibilität und Dispersität von Farbstoffen zur Färbung bei verschiedenen H-Ionen-Konzentrationen. *Arch. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.* **5**, 347 (1927). — Rhode, K., Untersuchungen über den Einfluß der freien H-Ionen im Inneren lebender Zellen auf den Vorgang der vitalen Färbung. *Pflügers Arch. f. ges. Physiol.* **168**, 411 (1917). — Strugger, S., Beiträge zur Gewebephysiologie der Wurzel. Zur Analyse und Methodik der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. *Protoplasma* **24**, 108 (1935). — Ders., Beiträge zur Analyse der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. *Protoplasma* **26**, 56 (1936). — Yamaha, G., und Ishii, T., Über die Wasserstoffionenkonzentration und die isoelektrische Reaktion der pflanzlichen Protoplasten, insbesondere des Zellkerns und der Plastiden. *Protoplasma* **19**, 194 (1933).

Über weißbunte Keimlinge von Esche (*Fraxinus excelsior* L.).

Von Georg Funk (Gießen).

Mit 2 Texttafeln.

Das Auftreten von Weißlaubigkeit in der Gattung *Fraxinus* bietet, obwohl buntblättrige Eschen nur selten in Wäldern, Parkanlagen oder Botanischen Gärten vertreten sind, eine Reihe vielseitigster Erscheinungen. Soweit ich aus eigener Erfahrung sprechen kann, kommen folgende Formen vor: Gleichmäßig grob gesprenkelte Blätter bei *Fraxinus excelsior* L., albimarginate Blätter mit grünen Rückschlägen bei *F. cinerea* Bosc., einfache streifige, oft nur halbseitige Weißlaubigkeit bei *F. excelsior* L. (s. unten) und die verwaschen-fleckenförmige wohl auf Viruswirkung beruhende Buntblättrigkeit bei *F. pennsylvanica* Marsh. var. *aucubaeifolia*. Über weitere zum Teil neue Formen möchte ich im folgenden berichten.

I. Die beobachteten Formen der Weißlaubigkeit und ihre Weiterentwicklung.

Im August 1933 hatte ich Gelegenheit, in der Nähe der Schaumburg im Lahntal (Balduinstein) eine sehr üppige natürliche Verjüngung von Eschen auf die Variabilität der Keimlinge zu untersuchen. Hierbei fanden sich auf dem verhältnismäßig geringen Raum von etwa einem Ar unter Hunderten normalen auch 8 Keimlinge mit normal grünen Kotyledonen, mehr oder weniger weißbunten Primärblättern und einer wechselnden Anzahl fast schneeweißen weiterer Laubblätter (Taf. I, 1—5). Die an sich recht schwächlichen Pflänzchen wurden im Gewächshaus einzeln in Töpfe verpflanzt, bildeten im gleichen Herbst noch einige weiße Blättchen und dann ein ebenso unscheinbares endständiges Winterknöspchen. Ich nahm an, daß diese fast völlig weißlaubigen Keimlinge auf die Dauer nicht lebensfähig seien, und war daher umso mehr überrascht, als diese jungen Eschen im Frühjahr 1934 mit völlig normal grünen Blättern austrieben. Bald jedoch zeigte es sich, daß die später gebildeten Blätter wieder weißbunt waren, so

daß bei Abschluß der Vegetationszeit die 8 Pflänzchen 2—3 Paare normal grüner Blätter und einen Schopf weißer oder weiß-grün gesprenkelter Blätter trugen. Eines dieser Pflänzchen unterschied sich jedoch deutlich in der Form seiner Weißblaugigkeit von den anderen insofern, als hier eine ausgesprochene streifige, auf den Blättern oft nur halbseitig ausgebildete Chlorophyllosigkeit vorherrschte. Mitunter war z. B. die linke Reihe der Fiederblättchen normal grün, die rechte dagegen völlig weiß. Dieses letztere Pflänzchen, das sich auch durch kräftigeren Wuchs auszeichnete, wurde noch im Sommer 1934 ins Freiland ausgepflanzt, während die übrigen weiterhin bei sorgfältiger Pflege im Topf gehalten wurden. Im 3. Jahre (1935) ließ das ins Freie gesetzte Exemplar seine Weißblaugigkeit noch deutlicher als „sektorale Panaschierung“ erkennen und setzte mit kräftigem Längenwuchs ein, wobei aber jüngere und ältere Blätter sich im Grad der Weißblaugigkeit kaum unterschieden.

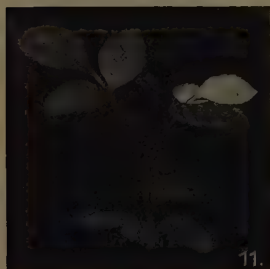
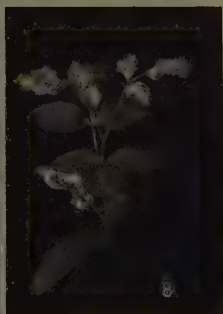
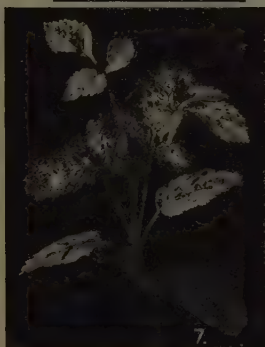
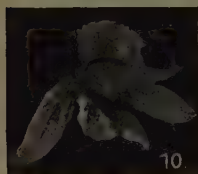
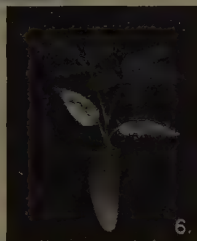
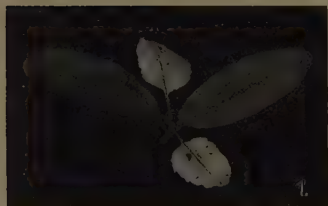
Im Jahre 1936 hat das Exemplar im Freiland unter Beibehaltung seines ausgeprägten Charakters eine Höhe von 1,50 m erreicht. Ein kleiner Seitenast mit rein grünen Blättern wurde entfernt. In seiner Wuchsleistung stand dieses Exemplar nur wenig hinter den normalen Eschen gleichen Alters zurück. Die weißen Blattanteile waren allerdings bei länger anhaltendem sonnigem Wetter Mitte Mai derart geschädigt worden, daß sie braunfleckig wurden und allmählich abfielen (Taf. II, 4). Die später noch bis Ende Juli neu gebildeten Blätter

Erklärung zu Tafel I.

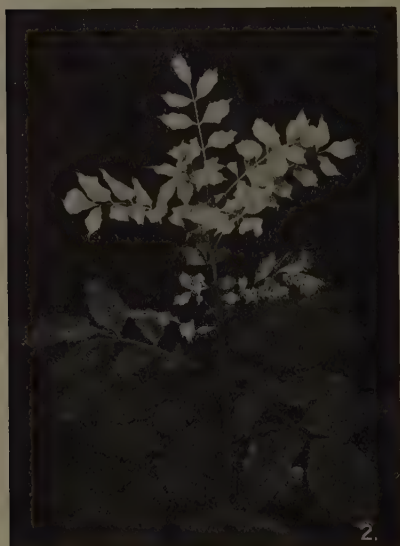
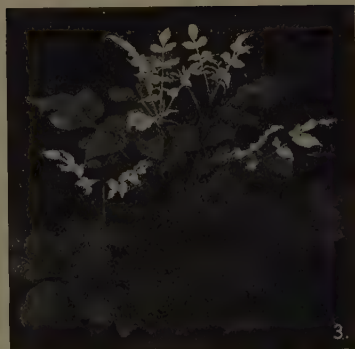
Tafel I. Weißbunte Eschenkeimlinge im ersten Jahr, $\frac{9}{10}$ nat. Größe.

- 1.—3. Keimlinge mit grünen Kotyledonen und in verschiedenem Grad weißbunten Primärblättern.
4. Primärblätter von Übergangsgestalt zur Fiederung. Die Fiederblättchen sind stärker weißbunt.
5. Keimling, der außer den weißbunten Primärblättern ein Paar dreizählig gefiedelter fast weißer Laubblätter gebildet hat (fortschreitende Panaschierung).
6. Keimling mit normal grünen Kotyledonen, stark weißbunten Primärblättern und rein grünem ersten Fiederblattpaar (rückschreitende Panaschierung).
7. u. 8. Keimlinge mit normal grünen Kotyledonen, weißbunten Primärblättern und verschiedengradig panaschierten Laubblattpaaren, bei 7. erstes Laubblattpaar stärkerer Chlorophyllmangel in der Blättchenmitte und daher gekräuselter Wuchs.
9. Keimling mit normal grünen Kotyledonen, schwach weißbunten Primärblättern und sehr schwach weißgesprenkelten Fiederblättern.
10. Keimling mit weißstreifigen Kotyledonen und schwach halbseitig weißbunten Primärblättern.
11. Derselbe Keimling nach Bildung des ersten Fiederblattpaares, von dem nur das eine halbseitig rein weiß ist, die andern Flächen aber rein grün sind (sektorial).

Tafel I.



Tafel II.



waren vor der völligen Entfaltung fast gleichmäßig grün und erst bei Erreichung ihrer endgültigen Größe entwickelte sich die Weißlaubigkeit, doch behielten die panaschierten Blattanteile stets eine grünlich weiße Färbung (Taf. II, 5).

Die anderen 7 Pflänzchen verhielten sich ebenso wie früher mit einigen individuellen Unterschieden in Größe und Intensität der Sprenkelung. Auffallend war bei fast allen diesen die fast rein karminrote Färbung der jeweils jüngsten noch nicht völlig entfalteten Blättchen, da hier infolge Chlorophyllmangels die Anthozyanfärbung allein zur Geltung kam. So zeigten die kräftigsten Pflänzchen zur Zeit der lebhaftesten Blattbildung, Ende Juni, 3 Stockwerke verschieden gefärbter Blätter, von unten nach oben: grün, weiß, rot (Taf. II, 1).

Im 4. Jahre (1936) ließen nun diese eine weitere Differenzierung erkennen, so daß abgesehen von dem Höhenwuchs noch folgende 4 Typen deutlich zu unterscheiden sind:

A. Die 4 kräftigsten Exemplare stellen einen ziemlich einheitlichen Typus dar. Von ihnen hat das stärkste jetzt eine Höhe von 70 cm erreicht, sein Haupttrieb bildete 1936 zunächst 3 Paar völlig normal grüne Blätter. Das 4. Paar ist schwach weiß gesprenkelt, beim 5. Paar überwiegt bereits die Chlorophyllosigkeit, so daß sie mehr grün gesprenkelt sind und vom 6.—11. Paar handelt es sich um fast rein weiße Färbung, die nur etwa millimetergroße grüne Fleckchen enthält (Taf. II, 2). Ein weiteres Exemplar von diesem Typus hat außer dem Haupttrieb bereits 3 kräftige Seitenäste, deren jeder an der Spitze einige weiße Blätter trägt (Taf. II, 3). Ähnlich die beiden weiteren Pflänzchen. Es ist ferner bemerkenswert, daß die Rinde an den einjährigen Trieben mit anfänglich grün-weißer Streifung nach oben bis zum Triebende in völlig weiße Färbung übergeht.

Erklärung zu Tafel II.

Tafel II. Drei- und mehrjährige Eschen mit panaschierten Johannistrieben bzw. sektorial panaschierten Blättern, verkleinert.

1. Dreijährige Esche (hervorgegangen aus einem Keimling wie Tafel I, 1.—3.) mit weißblättrigem Johannistrieb.
2. Vierjährige Esche (aus Keimling wie Tafel I, 1.—3.) mit rein grünen Mai-
blättern, starkem weißbuntem Johannistrieb.
3. Vierjährige Esche (wie 2.) mit drei Seitensprossen, die ebenso wie der Haupt-
sproß panaschierten Johannistrieb bildeten.
4. Maiblatt von einer sektorial weißbunten vierjährigen Esche (aus Keimling wie
Tafel I, 10.—11.); die reinweißen Blättchen auf der rechten Seite der Blatt-
spindel sind bereits abgefallen, das Endblättchen rechts mit weißem Rand.
5. Juliblatt derselben Esche wie 4., die panaschierten Teile sind grünlichgelb.

B. Ein langsamwüchsiges Pflänzchen brachte es gegen Ende des Jahres 1936 (wie auch früher) nur zu einem Paar grob weiß-grün gesprenkelter Blätter.

C. Ein ebenfalls langsamwüchsiges Exemplar wurde Anfang Juni 1935 u. 1936, nachdem es mit rein grünen Blättern ausgetrieben hat, regelmäßig von einer offenbar nichtparasitären Blattfleckkrankheit befallen, warf die abgetöteten braunen Fiederblättchen ab, ließ aber die leeren Blattspindeln stehen und trieb darauf gesprenkelte vorwiegend weiße Blätter. Davon sind die jüngsten wieder etwas reicher an grünen Anteilen, die jedoch nur den Rand der Fiederblättchen einnehmen, während die Blättchenmitte schneeweiß ist.

D. Das kleinste Exemplar (jetzige Höhe Wurzelhals bis Winterknospe: 10 cm) treibt alljährlich mit 2 Paar gleichmäßig gelbgrün gefärbten Blättchen aus. Ihre Färbung nimmt im Lauf des Juni dunkleren Ton an, der von den Leitbündeln aller Grade ausgeht. Darauf erfolgt Ende Juni die Bildung 2 weiterer Paare kleiner grob weißgrün gesprenkelter Blätter.

Auf den im Vorhergehenden dargestellten Befund wird man nun folgende Erwägungen aufbauen können. Abgesehen von der streifig-weißlaubigen Pflanze werden die auf engem Raum beieinander gefundenen Eschenkeimlinge vermutlich Nachkommen eines einzigen Baumes sein. Am Standort selbst waren nur einige sehr alte Eschen vorhanden, die an ihrer Krone nichts auffallendes, jedenfalls keine Weißlaubigkeit erkennen ließen, wie sie die Keimlinge, namentlich vom Typus A, aufweisen. Der betreffende Mutterbaum also ist aller Wahrscheinlichkeit nach äußerlich normal, hat aber die Fähigkeit, einem kleinen Teil seiner Nachkommen die Anlage für weißlaubige Sommerblätter mitzugeben.

II. Vergleich der beobachteten Eschenpanaschierung mit bereits bekannten Formen der Weißlaubigkeit.

Sucht man nach ähnlichen Erscheinungen bei einheimischen Laubbäumen, so wird man wohl das Richtige treffen, wenn man die hier dargestellte Buntlaubigkeit (Typus A) der Esche mit einer solchen auf gleiche Stufe stellt, wie sie bei *Quercus pedunculata* bekannt ist. Bei dieser Eiche gibt es mehrere Formen, die im Frühjahr völlig normale Blätter bilden, am Johannistrieb dagegen weißbunte Blätter zur Entwicklung bringen. Wohl die auffallendste dieser Art von Buntblättrigkeit liegt bei *Quercus pedunculata* „Fürst Schwarzenberg“ vor (vgl.

Späth 1912, 1913), von der Herr Fabrikbesitzer Kneiff in Nordhausen einige Bäume in seinem Garten hat, die ich unter seiner liebenswürdigen Führung im vergangenen Herbst besichtigen und so mit meinen Eschen vergleichen konnte.

Demnach liegt bei diesen Eichen mit panaschiertem Johannistrieb wie auch bei unseren Eschen ein rhythmisches Erscheinen der Buntblättrigkeit am Sproß vor, und zwar in der Art, daß Zonen mit rein grünen Blättern im Frühjahr abwechseln mit solchen im Sommer, die weißbunte Blätter tragen. Bei unseren Eschen, die etwa 2 Jahre ihre Rinde unverkorkt lassen, kann man die grünen und weißen Zonen der einzelnen Sproßabschnitte auch in unbelaubtem Zustand erkennen.

Ich habe mich dann ferner bemüht, in der mir zur Verfügung stehenden Literatur nach ähnlichen Fällen bei Esche zu suchen. Die üblichen Handbücher der Dendrologie (Dippel, Schneider, Späth-Buch) geben darüber wenig Auskunft¹⁾. Dagegen habe ich mehrere Notizen Beißners (1907, 1908 u. 1911) gefunden, die auf ganz ähnliche Erscheinungen bei Esche hinweisen. Da es sich in vorliegendem Fall um recht beachtenswerte Dinge handelt, seien die an sich nur kurzen Mitteilungen Beißners im wesentlichen hier wiedergegeben: „In . . . 1907 berichtete ich schon über eine interessante weißfrüchtige Esche, welche Herr Springer in Harlem auffand. Ihre Belaubung war durchweg grün, so daß sich die in Massen erscheinenden weißen Flügelfrüchte am Baum reizend ausnahmen, und demnach hier eine ausschließlich weißfrüchtige Form *Fraxinus excelsior leucocarpa* vorzuliegen schien. Es fragte sich, ob hier ursprünglich eine Buntblättrigkeit vorlag, die sich später nur auf die Früchte übertrug, während die Belaubung sich grün verfärbte? Von diesem anscheinend grünblättrigen Baum wurden Veredlungen auf normal grüne *Fraxinus excelsior* gemacht. Die Veredlungen trieben zunächst grün aus, aber mit der weiteren Entwicklung der Triebe zeigte sich eine prächtige weißbunte Färbung der Belaubung. Später wurden Aussaaten von den schönen bunten Flügelfrüchten gemacht. Sämtliche Sämlinge wurden jedoch grün, kein einziges zeigte in den nächsten Jahren bunte Blattfärbung.“

1) Möglich wäre, daß die von Dippel (1889, S. 83) aufgeführte *Fraxinus excelsior atrovirens* Desf., eine zwergige Form, die „hier und da im zweiten Trieb auch weiße, am Rande oft auf- oder eingerollte Blätter“ bildet, in einem Teil unserer hier beschriebenen jungen Eschen vorläge.

Somit kann man wohl nur vermuten, daß die Erscheinung der weißbunten Sommertriebe, die sich bei unseren Eschenpflanzen nach den normalen grünen Frühjahrsblättern einstellen, bereits einmal an einem Baum, bzw. dessen Veredlungsreis beobachtet wurde, der vor allem durch den Besitz chlorophyllfreier (d. h. also in unreifem Zustande panaschierter) Früchte die Aufmerksamkeit auf sich zog. Wiederum erstaunlich ist es, daß die von dieser „*leucocarpa*“-Esche erzeugten Nachkommen seiner Zeit keinerlei bunten Blätter hervorbrachten.

Es mag überflüssig erscheinen darauf hinzuweisen, daß die hier besprochene Weißlaubigkeit der Eschenkeimlinge mit sogenannter Chlorose, wie sie bisweilen bei Eschen auf ungünstigem Standort zu beobachten ist, nichts zu tun hat. Solche chlorotischen Keimlinge in größerer Menge haben Münch und Dieterich (Silva 1925, S. 133) dann beobachtet, wenn Wassereschen auf Kalkboden, der ihnen nicht zusagt, zur Keimung kommen. Diese Chlorose, die auf einer mehr gelblichweißen stets verwaschenen Verfärbung der Primär- und folgenden Laubblätter beruht, ist mir in den natürlichen Keimlingsbeständen nur ganz vereinzelt begegnet. Von der Weißlaubigkeit, d. h. der hier in Rede stehenden echten Panaschierung ist diese wohl auf die verschiedensten Ursachen zurückzuführende Erscheinung leicht zu unterscheiden.

Es sei andererseits aber auch darauf hingewiesen, daß nach der unten zu besprechenden örtlichen Verteilung panaschierter Keimlinge in den Waldbeständen es gänzlich unmöglich ist, etwa in Bodenverhältnissen die Ursache für ihr Auftreten zu erblicken.

Die hier beschriebenen aus dem Lahntal stammenden Eschen von 1933 sollen in den nächsten Jahren sämtlich in Gießener Gärten ausgepflanzt werden, auch sind Veredlungen damit geplant. Es wird ferner Vorsorge getroffen werden, daß die Exemplare auch späterhin noch unter Beobachtung bleiben, möglichst bis in die Zeit ihrer Blühreife, die freilich bei den Originalpflanzen kaum vor 20 Jahren zu erwarten ist, früher vielleicht bei den Veredlungen auf älteren Unterlagen. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß unsere Eschen vom Typus A in späterem Alter keine weißen Blätter mehr entfalten, da diese bisher nur an Langtrieben entstanden, bei älteren Eschen aber meist nur Kurztriebe gebildet werden. Dann erst kann es sich auch erweisen, ob ähnlich wie bei der von Beißner beschriebenen *Fraxinus excelsior leucocarpa* die Weißlaubigkeit etwa nur noch an den Blütenstandachsen bzw. Früchten hervorbrechen wird. Nach dem Verhalten der Keimlinge

indessen möchte ich annehmen, daß unsere hier beschriebenen Eschen einen anderen neuen Typus der Weißblaugigkeit darstellen.

III. Die Häufigkeit des Auftretens weißbunter Eschenkeimlinge in Waldbeständen.

Über das Auftreten solcher Keimlinge, die im Vorhergehenden mehr Gegenstand morphologischer Darlegungen waren, habe ich im Jahre 1936 an verschiedenen Orten Deutschlands weitere Beobachtungen angestellt. In diesem Jahre war ein überaus reichliches Auflaufen von Eschenkeimlingen in Waldbeständen verschiedenster Zusammensetzung zu beobachten. Die Keimlinge waren z. T. in derartigen Mengen vorhanden, daß sie zusammenhängende Rasen bis zur Größe eines Ars bildeten. Das Auftreten solcher natürlicher und reiner Massenbestände hängt selbstverständlich von Standort und herrschender Holzart ab. Wenn Eschen häufig die Ufer von Bächen und Flüssen besiedeln, so wird man an diesen Orten nur selten Gelegenheit haben, größere Eschen-Keimlingsbestände zu beobachten, weil die meisten Früchte vom Wasser entführt sind, und die in der Nähe der Mutterbäume niederfallenden meist in Wiesen oder ähnlichen grasigen Pflanzengenossenchaften zur Keimung kommen. Wenn sie auch schon sehr früh ihre Kotyledonen entfalten, werden sie aber doch sehr bald von dem hochwachsenden Gras unterdrückt oder sie fallen der Sense zum Opfer. Auch wenn fruchtende Eschen in Eichenbeständen oder zwischen Kiefern, Birken, Erlen oder für sich allein reine Bestände bildend auftreten, so wird man im Grase, das regelmäßig den Boden dieser Lichtholzbestände überzieht, Eschenkeimlinge nur recht spärlich finden. Dagegen sind Eschenkeimlinge in größter Menge da anzutreffen, wo Eschen einzelt oder gruppenweise in Buchen- oder Fichten-Altbeständen beigemischt sind. Dichte Bestände dieser Schattenholzarten tragen in der Regel keine Bodenflora, und so wird man nach reichlichem Fruchten der Eschen (nach Mastjahren) hier regelmäßig auf größerer Fläche in nächster Nähe der Muttereschen reine Keimlingsrasen finden können. Diese Wirkung erhöht sich womöglich noch an Nordhängen, während sie andererseits an Südhängen der Austrocknungsgefahr wegen stark vermindert sein kann. Je zusammenhängender nun die Keimlingsrasen sind, um so leichter ist es, große Massen von Individuen zu überblicken, um hierbei Studien über ihre Variabilität durchzuführen.

Dann habe ich im Thüringer Wald bei Ilmenau eine überaus günstige Stelle gefunden, an der die Verteilung von panaschierten Eschenkeimlingen weiter verfolgt werden konnte. Dort sind in dem etwa 2 km

langen Gabelbach-Tal in Fichten-Altbeständen gruppenweise alte Eschen beigemischt. Die meisten dieser Eschengruppen sind mindestens 150 bis 200 m voneinander entfernt, so daß die Zwischenräume jeweils frei von Keimlingen und die zu jeder Eschengruppe gehörenden Verjüngungsrasen ebenfalls gut voneinander getrennt sind. Im wesentlichen wurden 5 Eschengruppen genauer auf ihren Gehalt an panaschierten Keimlingen durchgesehen. Die Ergebnisse seien in Tabellenform hier wiedergegeben:

Alt-Eschen- gruppe Nr.	Anzahl der fruchtenden Stämme (annähernd)	Gesamtzahl der Keimlinge (schätzungs- weise)	Darunter panaschierte Keimlinge	Hundertsatz der pana- schierten Keimlinge	Entfernung der einzelnen Alt-Eschen- gruppen voneinander
I.	20	150 000	5	0,003 %	} 1 500 m
II.	20	20 000	30	0,15 %	
III.	17	40 000	600	1,5 %	} 250 m
IV.	12	20 000	0	0 %	
V.	42	40 000	150	0,36 %	} 150 m
					} 200 m

An diesen Beobachtungen ist als besonders bemerkenswert hervorzuheben, daß zwischen der Gruppe III und V, die verhältnismäßig sehr hohen Hundertsatz an panaschierten Keimlingen zeigten, eine völlig davon getrennte Gruppe (IV) lag, die auch nicht einen einzigen panaschierten Keimling enthielt.

Es wurde ferner innerhalb der Gruppe III an einer Stelle mit sehr dichter Stellung der panaschierten Keimlinge eine Zählung auf einem Quadratmeter vorgenommen. Hierbei ergaben sich: 135 normalgrüne und 18 panaschierte Keimlinge. Letztere machten auf diesem Probequadrat also 13,3% aus.

Diese Thüringer Eschengruppen in Alt-Fichtenbeständen waren nur vereinzelt mit Buchen und Bergahorn durchsetzt. Außerdem war an vielen Stellen eine nicht unbedeutende Bodenflora entwickelt, die am 1. August im wesentlichen aus *Impatiens nolitangere* bestand, dazu in geringerer Menge *Senecio Fuchsii*, *Oxalis acetosella*, *Sambucus racemosa*, *Geranium Robertianum*, *Aspidium filix mas*, *Athyrium filix femina*,

Rubus idaeus, *Rubus fruticosus*, *Epilobium montanum*, *Ranunculus repens*, *Ajuga reptans*, *Glechoma hederacea*. Nur solange das herrschende *Impatiens* noch klein war, waren die Keimlingsbestände der Eschen gut zu überblicken, von Mitte August ab dagegen begannen sie, völlig unter *Impatiens* unterzutauchen. Wenn auch meine Beobachtungen mit diesem Zeitpunkt in Thürungen ihr Ende fanden, so glaube ich doch annehmen zu dürfen, daß mit der Überwucherung durch *Impatiens* die meisten Eschenkeimlinge zum Absterben verurteilt waren, auch wurden sie bereits vorher in erheblichem Maß von Schnecken befallen.

Ebenfalls in Thüringen habe ich zahlreiche reine Eschenbestände aus Hunderten fortpflanzungsfähiger Bäume bestehend, nach panaschierten Keimlingen durchsucht, jedoch in den stets nur geringen, von Gras überwucherten Keimlingsbeständen keinerlei panaschierte Keimlinge finden können.

Von den verschiedenen Eschengruppen bei Ilmenau wurden gegen 400 panaschierte Keimlinge in Topfkultur genommen. Soweit diese (gegen Anfang September) noch weitere Laubblätter anlegten, bildeten sie fast alle — im Gegensatz zu den Pflanzen von 1933 von der Lahngegend — nur rein grüne Laubblätter aus. Nur bei wenigen waren die später gebildeten Laubblätter leicht weißbunt, darunter an drei Pflänzchen mit ausgesprochen weißem Rand. Nur ein Keimling mit bereits weißbunten Kotyledonen war darunter, der sich an seinen späteren Laubblättern als streng sektorial (nicht gesprenkelt) panaschiert erwies, wie das auch vom Schiffenberg bei Gießen (siehe unten) festgestellt werden konnte.

Auch in der Lahngegend habe ich im Sommer 1936 die Suche nach weißbunten Eschenkeimlingen wiederholt bzw. fortgesetzt und zwar mit erfreulichem Erfolg. Bei der Schaumburg fand ich bereits im Juli am gleichen Standort wie 1933 auf einer zusammenhängenden Fläche von höchstens 50 Ar noch dichtere Eschen-Keimlingsrasen und demzufolge eine größere Anzahl panaschiierter Pflänzchen. Insgesamt fanden sich dort unter schätzungsweise 100000 normalen Keimlingen 69 panaschierte, die unter sich nach Grad und Form der Weißblaugigkeit verschieden waren. Die meisten waren nach dem früher geschilderten Typus, d. h. mit zunehmender Weißblaugigkeit an den auf die Primärblätter folgenden Laubblättern, zum Teil aber fanden sich auch solche (etwa $\frac{1}{3}$) unter ihnen, die nach dem stark weißgesprenkelten Primärblätterpaar sofort mit reingrünen Laubblättern einsetzen (Taf. I, 6). Bei anderen wiederum war die Weißblaugigkeit an Primärblättern und späteren Laub-

blättern insofern verschieden, als bei letzteren die weißen Blattanteile vornehmlich in der Mitte der Blättchen lagen, ihre Ränder dagegen fast rein grün waren (Taf. I, 7). In diesen Fällen waren die Blättchen meist mit gekräuseltem Rand, offenbar weil die chlorophyllarme Blattmitte nicht im gleichen Tempo wie der Rand in die Fläche wachsen konnte. Auch hier war nur ein einziges Exemplar mit bereits weißbunten Kotyledonen vorhanden (Taf. I, 10, 11), dessen Primär- und weitere Laubblätter sektorale Panaschierung aufwiesen. Auf Besonderheiten anderer Keimlinge (z. B. Taf. I, 8, 9) dieses Standortes soll zunächst noch nicht eingegangen werden, da sie sich wohl erst in den nächsten Jahren deutlich herausbilden können.

Im September 1936 habe ich dann noch im Schiftenberger Wald bei Gießen, wo zu dieser Zeit in Buchen- und Fichtenbeständen ungeheuere Rasen von Eschenkeimlingen vorhanden waren, Nachforschungen angestellt. Man darf die hierbei abgesuchte Individuenzahl mindestens auf eine Million schätzen. Verschwindend klein aber war die Anzahl der gefundenen panaschierten Exemplare. Es fand sich nur eines mit weißgestreiften Kotyledonen und (wie auch bei dem von der Schaumburg) nur sektorial weißbunten Primärblättern. Drei weitere hatten normale Kotyledonen, aber schwach weißgesprenkelte Primärblätter, diese auf etwa 1 Ar nahe beieinander. Ebenfalls auf kleinem höchstens 2 Ar großem Raum beieinander wurden 9 Keimlinge gefunden, deren Kotyledonen verwaschene weißlich grüne Färbung trugen, wobei die Nerven als feine grüne Streifen hervorgehoben waren. Die Primärblätter waren nur krüppelhaft in Größe von 1—3 mm und von bleicher Farbe ausgebildet. Ich nehme an, daß es sich in diesem Fall um eine Erscheinung handelt, die mit Panaschierung im engeren Sinne nichts zu tun hat, sondern mit irgendwelchen letalen angeborenen Faktoren zusammenhängt. Aber auch diese letzteren wurden wie die Hauptformen der 1936er Funde in Kultur genommen, und wohl in den nächsten Jahren werden sich an ihnen weitere Feststellungen über Variabilität u. a. treffen lassen.

Alle geschilderten Fälle des Auftretens panaschierter Individuen in natürlichen Keimlingsbeständen der Esche lassen darauf schließen, daß es jeweils nur einzelne fruchtende Eschen sind, die — an sich völlig normal in Blattgestalt und -färbung — doch die Anlage haben, einen gewissen Hundertsatz ihrer Nachkommen mit weißbunten Blättern hervorzubringen. Die Vermutung liegt nahe, daß es sich bei diesen Mutterbäumen um Heterozygoten handelte, während ihre weißgesprenkelten Nachkommen hinsichtlich dieses Merkmals rezessiv-homozygot sein könnten. Be-

züglich des sektorial-weißbunten Typus, der davon in mehrfacher Hinsicht verschieden ist, müßte jedoch eine andere Entstehungsweise, vielleicht Plastiden-Mutation angenommen werden. Weitere Erörterungen in genetischer Hinsicht an das beobachtete Material anzuknüpfen, ist kaum möglich, solange man nicht die Mutterbäume selbst kennt, und ihre Nachkommenschaft genauer prüfen kann. Denn in den betreffenden Fällen konnten, da immer Gruppen von Mutterbäumen beisammenstanden, zunächst nicht die einzelnen so veranlagten Bäume angegeben werden. Es müßten also in den betreffenden Altholz-Gruppen die Früchte jeder einzelnen Esche vor dem Abfallen gesammelt und gesondert zur Aussaat gebracht werden. Vorläufig mußte aus technischen und sonstigen Schwierigkeiten auf eine derartige Prüfung einzelner Bäume verzichtet werden, doch hoffe ich zu einem späteren Zeitpunkt den Versuch ausführen zu können. Alle Fachgenossen möchte ich aber bitten, gelegentlich auf das beschriebene Auftreten panaschierter Keimlinge in dichten natürlichen Keimlingsrasen achten und mir gegebenenfalls Nachricht darüber zukommen zu lassen.

Zusammenfassung.

1. Wenn ältere Eschen einzeln oder gruppenweise in Schattenholzbeständen namentlich von Buchen oder Fichten eingesprengt sind, so treten nach Jahren reichlicher Fruchtbildung oft dichte reine Keimlingsrasen von Eschen auf, die für Untersuchung der Variabilität dieser Keimlinge sehr geeignet sind. Eschen an Flußufern und an Wiesen sowie in Lichtholzbeständen oder für sich in Reinbeständen sind wegen des dichten verdämmenden Graswuchses solcher Eschenstandorte weniger günstig für Variabilitätsuntersuchungen großer Keimlingsmassen.

2. Panaschierte Keimlinge in verhältnismäßig großer Zahl treten nur in bestimmten räumlich gut abgrenzbaren Beständen auf, was darauf schließen läßt, daß nur bestimmte (vielleicht heterozygote) aber äußerlich normalbelaubte Eschen-Individuen die panaschierten (wohl rezessiv homozygoten) Keimlinge hervorbringen. Im Höchstfall waren in einer solchen Gruppe (Keimlingsrasen) 1,5 v. H. aller Keimlinge weißbunt, hierin wiederum auf einem besonders reich mit Variegaten bestandenen Quadratmeter sogar 13,3 v. H.

3. Die Weißlaubigkeit tritt in der Regel erst an dem Primärblatt-Paar als mehr oder weniger starke Sprenkelung auf, während die Kotyledonen normale Gestalt und Färbung haben.

4. Die noch im ersten Jahr gebildeten Laubblätter können fortschreitende Weißlaubigkeit bis zu völligem Chlorophyllmangel haben,

oder auf die weißbunten Primärblätter folgen schwächer gesprenkelte im Übergang bis zu rein grünen Blättern.

5. Keimlinge mit panaschierten Kodyledonon sind äußerst selten. Sie ergaben bei den späteren Blättern keine Weißsprenkelung, sondern -streifung (sektoriale Panaschierung). Hier dürfte es sich um Plastiden-Mutation handeln.

6. Keimlinge mit fortschreitender Weißlaubigkeit (s. 4.) treiben in den nächsten Jahren zunächst mit normal grünen Blättern aus, worauf gegen Sommer (am Johannistrieb) erst die weißbuntgesprenkelten oder auch rein weißen Blätter entwickelt werden.

Literaturverzeichnis.

Beißner, L., Mitt. d. D. Dendrolog. Ges. 1907, S. 96. — Ders., Ebenda 1908, S. 136. — Ders., Ebenda 1911, S. 248. — Dippel, L., Handbuch der Laubholzkunde, I. Teil. Berlin 1889. — Küster, E., M. d. D. D. G., 1929, S. 351—353. — Münch und Dietrich, Silva 1925, S. 129—135. — Späth, H. L., Der Johannistrieb, ein Beitrag zur Periodizität und Jahresringbildung sommergrüner Holzgewächse. Berlin, Parey, 1912. — Ders., Mitt. d. D. Dendrolog. Ges. 1913, S. 118—144.

Josef Anders †

Die Strauch- und Laubflechten Mitteleuropas

Anleitung zum Bestimmen
der in Mitteleuropa vorkommenden Strauch- und Laubflechten

Mit 8 Abbildungen im Text und 313 Flechtenabbildungen auf 30 Tafeln
nebst 30 Blatt Tafelerklärungen

V, 217 S. gr. 8°

1928

Rmk 30.—, geb. 32.—
bis auf Widerruf abzügl. 10%.

Inhalt: 1. Über den Bau des Flechtenthallus. 2. Anleitung zum Sammeln, Präparieren und Bestimmen der Flechten. 3. Verzeichnis der wichtigsten Flechtenliteratur. 4. Systematische Übersicht. 5. Erklärung der im Text gebrauchten Abkürzungen. 6. Tabelle zum Bestimmen der Gattungen. 7. Kurze Charakterisierung der Gattungen und Beschreibungen der Arten. 8. Sach- und Namenregister. 9. Flechentabellen mit erklärendem Text.

Die Naturwissenschaften. 1929, Nr. 15: Seinen Zweck, in erster Linie dem Anfänger ein Führer in die Flechtenkunde zu sein, erfüllt das Werk in ausgezeichnete Weise, aber darüber hinaus wird auch der Fortgeschrittene manches Brauchbare darin finden, denn das Werk steht in der Systematik auf dem neuesten Standpunkte und berücksichtigt innerhalb der durch den Titel bestimmten Grenzen auch seltenere und kritische Arten. . . . Es werden 41 Gattungen von Blatt- und Strauchflechten mit 366 Arten und den wichtigsten Varietäten und Formen ausführlich beschrieben und zahlreiche Standorte ausgegeben; überall sind wertvolle Hinweise auf ähnliche oder verwandte Pflanzen eingestreut. . . . Einen besonderen Schmuck des Buches bilden die 30 Lichtdrucktafeln, auf denen nicht weniger als 320 Flechten in natürlicher Größe wiedergegeben sind; sie gehören zum Teil zu den besten Bildern, die es von diesen Pflanzen überhaupt gibt. Auch die sonstige Ausstattung ist vorzüglich, wie man es von den Veröffentlichungen des Fischerschen Verlages nicht anders gewöhnt ist. — Kurz, es kann das schöne Werk allen, die sich mit der Flechtenkunde beschäftigen wollen, aufs wärmste empfohlen werden.

J. Hillmann, Berlin-Pankow.

Berichte d. Dtsch. botan. Gesellschaft. Bd. 54 (1936), S. 95: . . . Mit diesem schönen und gut ausgestatteten Buche wurde einem dringenden Bedürfnis abgeholfen. Bisher war es dem Anfänger sehr schwer, sich in die Flechtenkunde einzuarbeiten, da die vorhandenen Bestimmungsbücher veraltet waren oder recht unübersichtliche Tabellen und schlechte Abbildungen enthielten. Die Fähigkeit des Verfassers, mit besonderem Geschick die charakteristischen Merkmale der einzelnen Arten darzustellen und die Unterschiede gegenüber verwandten Arten oder habituell ähnlichen Arten aus anderen Gattungen und Familien hervorzuheben, sowie die ausgezeichneten Photographien in natürlicher Größe, die oft das Bestimmen mehr erleichtern als eine noch so genaue Beschreibung, haben das Buch zum Wertvollsten gestaltet, was es gegenwärtig in der Flechtenliteratur aller Länder an billigen Werken zum Einarbeiten in die Lichenologie gibt, und seinen Zweck, „dem Studium der reizvollen Flechtenwelt recht viele neue Freunde zu gewinnen“, erfüllt es seitdem in jeder Weise. . . .

Fritz Mattick, Berlin-Dahlem.

Die Flechten

Eine Einführung in ihre allgemeine Kenntnis

Auf Grund neuerer Forschungen und kritisch dargestellt

von

Dr. Friedrich Tobler

o. Prof. der Botanik an der Technischen Hochschule Dresden
Direktor des Botan. Instituts und Gartens

Mit 66 Abbildungen im Text

V, 84 S. gr.8°

1934

Rmk 5.50

Inhalt: 1. Einleitung. / 2. Wesen und Leben der Flechten. / Haushalt und Wachstum des Flechtenkörpers. / 4. Die Doppelnatur der Flechten. / Register.

Aus der Heimat. Jahrg. 48 (1935), 2: Das Buch enthält eine Darstellung des heutigen Standes unserer Kenntnisse vom Wesen der Flechten. Es zeigt, daß mit der Feststellung ihrer Doppelnatur, ihrer Zusammensetzung aus Alge und Pilz, durch Schwendener zwar ein entscheidender Schritt vorwärts getan wurde, daß aber dann ein langer Stillstand unserer Erkenntnisse eingetreten ist, und daß erst in neuerer Zeit, entsprechend dem allgemeinen Fortschritt in der Erforschung des Lebens, das Zusammenwirken von Pilz und Alge unter neuen Fragestellungen wieder in Angriff genommen worden ist. . . . Zum Wertvollsten an dem Buch gehören die zahlreichen ausgezeichneten Abbildungen. Es vermag dieser immer noch so rätselhaften Pflanzengruppe auch in weiteren Kreisen neue Freunde zu werben.

Dr. Kreh.

Protoplasma. Bd. 23 (1935), 2: „Die duale Natur ist nicht mehr das Wesen der Lichenes, nein: ihr Wesen ist die neue Einheit.“ Mit diesen Worten beschließt T. die vortreffliche, unter Berücksichtigung neuerer und neuester Forschung kritisch gehaltene Darstellung des alten Flechtenproblems. In dem Zur-Einheit-Werden zweier ganz verschiedener Organismen liegt gerade das Geheimnis und der große Reiz, den die Flechtenkunde immer wieder auf alle Biologen ausübt. . . .

Die in ihrer Schlichtheit und Klarheit und in ihrer souveränen Beherrschung des Stoffes fesselnde Darstellung von T. zeigt trotz aller Kürze im Wesentlichen erschöpfend, was man heute über die Flechten weiß. Der Protoplasmatiker erkennt daraus fast automatisch, was man heute entsprechend seinen speziellen Gedankengängen noch nicht weiß. Daher wird ihm das Buch von großem Nutzen und überaus anregend sein.

F. Weber (Graz).

Österreich. botan. Zeitschrift. Bd. 83, Heft 4: Diese kurze, aber außerordentlich anregende Schrift des Verfassers, der außer durch seine Spezialbehandlungen insbesondere durch seine „Biologie der Flechten“ als gründlicher Kenner und Könnler zur Genüge bekannt ist, geht auf Vorlesungen zurück, die er im Herbst 1931 an der Londoner Universität abgehalten hat. Sie bringt eine kritische Sichtung der wichtigsten Literatur seit dem Erscheinen der „Biologie“ bis jetzt und bedient somit gewissermaßen auch eine Fortsetzung derselben, zumal gerade in vorliegender Schrift die Erfassung der begründeten physiologischen und ökologischen Bedingtheit des Flechtenorganismus bewußt und mit Erfolg betont werden. . . .

B. Schussnig (Wien).

Beilage: Prospekt vom Verlag Gustav Fischer in Jena, über „Vegetationsbilder“ und „Pflanzenareale“.